EX LIBRIS Scan Digit

The Doctor

http://thedoctorwho1967.blogspot.com.ar/

http://el1900.blogspot.com.ar/

http://librosrevistasinteresesanexo.blogspot.com.ar/

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
SERIE TECNICA Y DIDACTICA. Nº 10

FUNDAMENTOS DE PALEOBOTANICA

POR

SERGIO ARCHANGELSKY

Educación
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOT

LA PLATA
REPÚBLICA ARGENTINA
—
1970

PREFACIO

Observando un mapa geológico de la República Argentina, se distinguen numerosas formaciones sedimentarias de origen continental, que abarcan estratigráficamente todos los períodos geológicos desde el Devónico hasta el Cuartario. Todas estas etapas geológicas han dejado testimonios de vida vegetal en nuestro suelo. Estos testimonios son los que buscan y estudian los paleobotánicos. Tal situación privilegiada, que pocos países en el mundo comparten, trajo como natural consecuencia el desarrollo de las investigaciones en el campo de la Paleobotánica, llevadas a cabo por especialistas argentinos y extranjeros. En cambio, la enseñanza de la Paleobotánica quedó siempre relegada en el ámbito universitario nacional, y unido esto al hecho de la falta absoluta de textos en nuestra lengua, la tarea de trasmitir los conocimientos de generación en generación se hizo harto difícil. Los textos y manuales en lenguas extranjeras accesibles, se basan fundamentalmente en ejemplos ajenos a nuestro acerco; y en áreas terrestres donde existe similitud con nuestra vegetación fósil, tales como Australia o Sud Africa, por ejemplo, no existen tampoco textos o manuales con ejemplificaciones que se aproximarían a nuestras necesidades.

En estas condiciones, y con abundancia de materiales paleobotánicos autóctonos, la enseñanza de la disciplina es difícil y poco es lo que podemos cosechar si poco es lo que ofrecemos.

El espíritu que me anima a presentar los Fundamentos de Paleobotánica es el de subsanar la falta de una guía para los estudiantes universitarios, y aún profesionales, quienes espero puedan, mas no sea en parte, y disculpando las omisiones o errores, hallar respuesta a sus interrogantes sobre las plantas fósiles en general.

Necesariamente, lo dicho en estas páginas no es definitivo, como nunca nada es definitivo en el decenir de las ciencias. Nuevos hallazgos permiten siempre completar y corregir conceptos. De tal manera, lo que está expuesto en este libro es solamente el estado de nuestros conocimientos hasta el presente, susceptible de modificaciones y ampliaciones en un futuro. El lector notará que muchos de los materiales que se presentan han sido descriptos en años muy recientes; ello se debe a que nos hallamos en una época de gran desarrollo en la Paleobotánica en todo el mundo. Cada año se descubren nuevos materiales que van completando el conocimiento parcial que de los mismos existía, o bien que son totalmente diferentes y llenan inmensas lagunas en nuestros conocimientos.

Los Fundamentos de Paleobotánica están adaptados, básicamente, a

curso de esta materia que se dicta en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina). He preferido seguir el criterio de dar, cuando es posible, cortas definiciones de los géneros, las que pueden utilizarse en el trabajo tanto de laboratorio como de campo. Se da preferente atención a los taxones propios de nuestro hemisferio y, cuando es posible, se trata de ejemplificar con materiales argentinos. Como referencia adicional, se agregan las citas de las especies de los géneros definidos hallados en nuestro territorio.

Algunos capítulos están más desarrollados que otros. En este sentido, se ha tratado de analizar con más detalle a las Pteridofitas y Gimnospermas. Las Talofitas son aún poco conocidas en América del Sur, y por ello el desarrollo de este capítulo no es tan exhaustivo. Las Angiospermas, aunque importantes en las tafofloras sudamericanas, tampoco han sido tratadas sistemáticamente en este libro, dado que la mayor parte de los géneros viven en la flora actual y se pueden hallar referencias de los mismos en tratados de Botánica. Se ha preferido en este capítulo dar, en cambio, un enfoque sobre la problemática del grupo, que es un tema que apasiona desde hace ya casi una centuria a todos los paleobotánicos.

El capítulo final sobre las tafofloras, está dedicado principalmente al interés de los geólogos, quienes hallarán en pocas páginas la secuencia de los principales taxones a través de los diferentes períodos geológicos, pudiendo hacer uso de algunos de ellos con fines estratigráficos, como fósiles guías, pero teniendo al mismo tiempo una idea sobre las paleoasociaciones, que también son útiles y quizás más definitorias en la cronoestratigrafía.

Deseo finalmente expresar mi agradecimiento a las personas que han revisado críticamente el manuscripto: Doctores Elías R. de la Sota, Sebastián Guarrera, Argentino Martínez y Juan C. Gamerro. Por el material gráfico presentado, deseo agradecer la labor del Sr. Luis Ferreira en cuanto a las fotografías y al Lic. Cayetano Freile y Srta. Carmen Castellano por los dibujos y esquemas. El Sr. R. Escudier merece el agradecimiento por haber dactilografiado la copia final del manuscrito. Asimismo, agradezco a todas las personas que han permitido utilizar sus ilustraciones originales, en especial al Dr. Pedro N. Stipanicic y a la Dra. María Bonetti, por las excelentes fotografías sobre material triásico argentino. Finalmente, hago constar mi agradecimiento a las siguientes Instituciones que me otorgan un permiso formal para utilizar reproducciones de trabajos originales: Trustees of the British Museum (Natural History), The Geological Society of South Africa, Ed. John Wiley and Sons.

La Plata, marzo de 1969

INDICE

Introducción 1
- Tipos de fósiles vegetales 6
- Papel de las plantas en la constitución de las rocas 12
- Técnicas de preparación de los vegetales fósiles 18
- Paleobotánica y Geocronología 20
- Principios de la sistemática paleobotánica 23
- Algunos problemas en el estudio de las plantas fósiles 25

Tallophyta 28
- División Bacteriophyta 28
- División Cyanophyta 29
- División Pyrrophyta 30
- División Chrisophyta 32
- División Chlorophyta 33
- División Rhodophyta 34
- División Charophyta 35
- División Phaeophyta 35
- División Fungi 36
- División Lichenes 38
- Consideraciones finales 38

Bryophyta 39
- Cambios orgánicos aparejados a la conquista terrestre 40

Nociones sobre la Teoría del Teloma 42

Pteridophyta 50
- Introducción 50
- Clase Psilophytopsida (Psilopsida) 52
- Clase Lycopsida 57
- Evolución morfológica en las Lepidodendrales e Isoetales 81
- Clase Psilotopsida 82
- Clase Sphenopsida 83
- Clase Filicopsida 101
- Sub-Clase Primofilices 103
- Sub-Clase Ophioglossidae 112
- Sub-Clase Marattiidae 113
- Sub-Clase Osmundidae 118
- Sub-Clase Filicidae 124
- Consideraciones finales sobre los helechos 144
- Origen y desarollo de algunos órganos de las Pteridophyta 146

Morfogéneros paleozoicos y mesozoicos de posición sistemática incierta 158
Nociones sobre análisis cuticular y División Noeggerathiophyta 169
Gymnospermae 172
Introducción 172
Clase Progymnospermopsida 173
Clase Cycadopsida 174
Orden Pteridospermales 177
Pteridospermas paleozoicas 178
Ovulos paleozoicos de Pteridospermas 183
Pteridospermas mesozoicas 186
Otras probables Pteridospermas 196
La evolución del Ovulo 198
Consideraciones finales sobre las Pteridospermas 205
Orden Caytoniales 206
Orden Glossopteridales 210
Orden Cycadales 214
Géneros de posición sistemática incierta, posiblemente afines a las Cycadales 220
Orden Bennettitales 225
Relaciones entre Cycadales y Bennettitales 237
Origen de las Bennettitales 238
Orden Pentoxylales 240
Clase Coniferopsida 241
Orden Ginkgoales 241
Orden Cordaitales 252
Orden Coniferales 258
Consideraciones finales sobre las Coníferas 278
Clase Taxopsida 282
Clase Chlamydospermae 282
Angiospermae 284
Angiospermas en Argentina 294
Tafofloras 297
Breve reseña de la historia del Reino Vegetal en las diferentes Regiones Paleoflorísticas 300
Región Nordatlántica 301
Región Cataysica 304
Región Angárica 306
Regién Gondwánica 309
Bibliografía 320
Indice de los nombres genéricos y específicos 335

FUNDAMENTOS DE PALEOBOTANICA

Por SERGIO ARCHANGELSKY [1]

INTRODUCCION

La Paleobotánica (también Paleofitología, Fitopaleontología, Paleontología Vegetal) es la disciplina de las Ciencias Naturales que se ocupa del estudio de los vegetales que han vivido sobre la tierra antes de la época actual, o sea en el pasado geológico. Es una disciplina de carácter fundamentalmente histórico por cuanto no sólo se ocupa de clasificar los restos vegetales del pasado, sino que también se ocupa de ubicar los distintos tipos de plantas en una secuencia temporal, desde el momento en que han hecho su aparición, hasta la actualidad. En otras palabras, la Paleobotánica puede considerarse como el medio para conocer la historia del reino vegetal.

Para poder trabajar en esta disciplina, se hacen necesarios ciertos conocimientos previos, los que se mencionan a continuación. Por tratarse de restos vegetales, debemos poseer sólidos conocimientos de Botánica, especialmente de morfología y anatomía, como también de sistemática. Puesto que los restos vegetales suelen hallarse en estratos geológicos de diferentes edades, son necesarios conocimientos de Geología y de Estratigrafía. El conocimiento de los vegetales del pasado, constituye una parte esencial de la Estratigrafía, puesto que permite precisar qué plantas han sido características en los diferentes períodos en que está dividida la escala geológica del tiempo. De la misma manera la Paleobotánica ha permitido descubrir grupos de plantas total-

[1] Profesor Titular de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Miembro de la Carrera del Investigador Científico, Consejo Nacional de Investigaciones, Buenos Aires.

mente extintos, cuyo conocimiento permite efectuar ciertas interpretaciones sobre los grupos de vegetales que hoy pueblan la superficie del planeta. Finalmente, se hacen necesarios conocimientos de petrografía y de química. Dado que las plantas del pasado están siempre incluidas en rocas sedimentarias, es necesario conocer las características de las mismas (granulometría, textura y estructura, génesis). Para poder rescatar de las rocas los restos de vegetales extinguidos, se necesitan conocimientos químicos mediante los cuales se puedan liberar los organismos de la matrix que los engloba.

Con este bagaje de nociones previas indispensables, podemos acometer la tarea de estudiar los vegetales del pasado.

En primer lugar, los vegetales antiguos se presentan muy fragmentariamente, es decir, que cuando coleccionamos o "herborizamos" en los sedimentos, encontramos sólo restos o partes de la planta: sus hojas, troncos, semillas, flores, etc. Estos restos se denominan *fósiles vegetales*. La palabra fósil proviene del vocablo latino *fodere*, que significa cavar. En un principio, se aplicó a todo resto orgánico o inorgánico que se sacaba (o excavaba) de la tierra, pero posteriormente, el mismo se restringió a todos los restos de naturaleza orgánica. Por ello, los restos de animales (conchillas, huesos), se denominan fósiles animales mientras que los restos de plantas, son entonces, fósiles vegetales. La fragmentariedad de los restos fósiles trae como consecuencia el conocimiento parcial de lo que fue un vegetal, y por lo tanto, la información obtenida al estudiarlo es incompleta. Ello trae como consecuencia la necesidad de extremar los recursos que se hallan a disposición para sacar el mayor provecho posible en el estudio de los restos que se coleccionan.

Cada organismo, para poder preservarse ha sufrido cambios desde el instante en que fue sometido a la acción de agentes fosilizantes en un medio dado, hasta completar un ciclo de fosilización. Los restos vegetales que aún no terminaron de fosilizarse se denominan subfósiles; tal es el caso de muchos restos casi modernos que en distintas condiciones aún están experimentando la acción de agentes que los han de transformar para una perpetuidad (por ejemplo ramas enterradas en lodo o bien en turberas, plantas sepultadas por ceniza volcánica, etc., que aún tienen mucho del contenido orgánico original, pero que ya parcialmente han sido rellenadas o sustituidas por sales de original mineral).

Veamos ahora cuáles son los procesos que conducen al cambio de

la sustancia vegetal, tal como lo observamos actualmente. Cuando un vegetal muere, puede quedar totalmente destruido por agentes mecánicos, químicos o biológicos. Puede, por otra parte, depositarse en un medio líquido o muy húmedo, pobre en oxígeno, inmóvil o poco móvil, rico en sales calcáreas o silíceas. En estas condiciones, puede producirse un proceso físico y químico que denominamos petrificación, por el cual las partes más resistentes del vegetal quedan suplantadas, luego de mucho años, por materia inorgánica (combinada con la materia orgánica original), mientras que los intersticios o huecos celulares e intercelulares son rellenados por materia mineral (sin aditamentos de materia orgánica). Este caso es en realidad excepcional, por cuanto se necesitan muchos factores fortuitos en conjugación, actuando durante mucho tiempo sin cesar.

En general, cuando un vegetal muere, se desintegra o pierde una parte de su organismo y la sustancia orgánica original sufre inmediatas modificaciones. Si no hay acción mecánica de destrucción, comienza una acción de *fermentación* por medio de hongos y bacterios, *oxidación* por el oxígeno libre, y con la acción de la luz, *destrucción fotoquímica* de los tejidos. La fermentación con oxidación, producida por hongos y bacterios se llama *fermentación aerobia*, y produce anhídrido carbónico (CO_2) ; sin la presencia de oxígeno se produce la *fermentación anaerobia* o putrefacción, la que es realizada por la acción de bacterios. Estos procesos favorecen el mecanismo de descomposición que luego de haber actuado un tiempo con acopio de materia desintegrada, pueden formar una costra de protección alrededor del individuo y por lo tanto detener la acción destructora. Si el fragmento vegetal es cubierto por un sedimento poco permeable en un momento dado, la acción destructora también puede detenerse. En condiciones favorables, estos restos pueden fosilizarse.

Estos procesos llamaron la atención de numerosos paleobotánicos. Potonié (y otros autores), discriminaron cuatro categorías fundamentales en los cambios que pueden sufrir las plantas.

1. Con oxígeno y agua, hay alejamiento continuo de los productos de descomposición, que unidos al factor luz, terminan por eliminar todo resto orgánico original. En ciertos casos, sin embargo, si el fragmento vegetal es sepultado en un sedimento de grano muy fino, puede dejar la *impresión* de sus formas, mientras sus componentes orgánicos son destruidos.

2. *Humificación* o formación de humus, que se produce por fermentación con poco acceso de oxígeno y con humedad. Se producen entonces tanto la fermentación aerobia como la anaerobia; los compuestos resultantes se combinan con las sales del suelo y los vegetales pierden estructura; pueden conservarse, en estas condiciones, las cutículas leñosas y las exinas de los granos de polen y los esporos.

3. *Turbificación*, en la cual el vegetal es sometido primero a una fermentación aerobia y luego anaerobia, que en una etapa temprana dejan de actuar. Parte del vegetal conserva entonces su estructura (la lignina o la celulosa por ejemplo) cuya constitución química produce un estado de polimerización como combinación o mezcla de hidrocarburos. El proceso de polimerización continúa hasta que el fragmento vegetal pasa a formar parte de la roca misma.

4. *Putrefacción*. Se produce por acción anaerobia en presencia de agua. Resultan gases e hidrocarburos líquidos y el vegetal se destruye. Pero si el proceso cesa de actuar, ciertas partes pueden conservarse (cutícula y esporos). Las sustancias que poseen abundante albumen y grasas son particularmente sensibles al proceso de putrefacción. El resultado de este proceso conduce a la formación de *sapropel* que luego por compactación produce la *sapropelita*.

De lo expuesto se comprende entonces que, para que un vegetal pueda conservar algunas de sus partes durante un proceso de fosilización, necesita condiciones muy especiales que se desarrollen durante un tiempo considerable. Tal tipo de condiciones se dan en muy pocas áreas de la superficie terrestre.

Allí donde la tierra está en contacto continuo con la atmósfera pueden presentarse dos posibilidades: *a*) que la superficie esté supeditada a un proceso continuo de erosión (en la montaña, desiertos, etc.); la acción mecánica destruirá todo resto de vegetal ni bien éste cese de vivir; *b*) la superficie es fija y hay un equilibrio entre los agentes de erosión cotidianos y los de sedimentación formadores de suelos. Se forma en tal caso una capa o suelo en la cual los restos vegetales pueden conservarse un cierto tiempo. La cercanía con la atmósfera, por una parte, y los agentes microorgánicos, por otra, conducirán a la destrucción final de estos restos. Pero en ciertas etapas, pueden detenerse o bien pueden actuar lentamente y por lo tanto es posible el rescate de los restos (principalmente de cutículas y de esporos, como ya se ha visto). Hay que buscar pues ambientes donde haya poco o nulo contacto con la atmósfera y en los que la acción mecánica de destrucción

sea nula. Estos ambientes deben ser, forzosamente, líquidos y de poca turbulencia. Los ríos, por ejemplo, allí donde sus aguas se mueven con rapidez, son ambientes negativos para la fosilización por cuanto todo resto vegetal se destruye por la acción mecánica de las aguas y el arrastre. En los mares y en los océanos, la vida vegetal aunque importante, se reduce a ciertos grupos de plantas primitivas en su mayoría, que no tienen partes resistentes, y que se desintegran inmediatamente después de su ciclo vital. Por lo tanto, quedan como ambientes propicios para la fosilización ciertas zonas fluviales donde el movimiento de las aguas es muy lento y donde en vez de producirse arrastre de sedimento éste se deposita; o bien cuencas cerradas (lagos, lagunas o pantanos) en las que las aguas son tranquilas y reciben aporte sedimentario continuo que permite sepultar los restos vegetales que viven en las inmediaciones.

El factor sedimento es de importancia vital en un proceso de fosilización. El mismo dará lugar a la formación de una roca al consolidarse, y en la roca formada quedarán incluidos todos los fragmentos orgánicos que escaparon a la acción destructora física, química y orgánica. Casi siempre, el componente conspicuo de un sedimento consolidado es el inorgánico. Sin embargo, cuando se produce acopio sedimentario en un medio orgánico muy denso, la roca resultante tendrá un alto tenor orgánico y será *organógena*. De tal manera, puede formarse un sedimento que tenga restos orgánicos originales, poco modificados químicamente, o bien rocas inorgánicas producto de la acción de organismos que fueron singenéticos pero que dejaron nada más que el producto de su actividad, desapareciendo posteriormente.

Si buscamos en la actualidad ambientes aptos para la fosilización de vegetales, encontraremos muy pocos; los mismos, influirán además en áreas muy restringidas, con ciertos tipos de vegetación, y de ninguna manera representarán un espectro de toda la vegetación del globo. Pero en virtud de que la vida de nuestro planeta fue extensa, durante muchos millones de años fueron dándose las condiciones para que fragmentos de tipos de vegetación quedaren registrados en rocas sedimentarias que actualmente afloran en la superficie terrestre o en el subsuelo más inmediato. Estos testimonios fragmentarios son los que estudian los paleobotánicos, y los mismos son de relevante importancia a pesar de su exigüidad.

Como la superficie terrestre está compuesta en gran parte por rocas de origen sedimentario, el campo de búsqueda de fósiles vegetales es-

amplio. Este se restringe en general, para los vegetales fósiles, a las formaciones de origen continental o costanero (estuario, etc.). Este hecho, condicionó desde un comienzo el desarrollo de la Paleobotánica a aquellos países donde existían vastas áreas con sedimentos de origen continental.

En nuestro país, la existencia de numerosas formaciones continentales constituye un campo de posibilidades mayúsculas para el desarrollo de la Paleobotánica, acrecentado aún más por la estratégica ubicación, alejado de grandes masas continentales como Eurasia o América del Norte.

TIPOS DE FOSILES VEGETALES

La desintegración de los tejidos vegetales responde a un orden selectivo de descomposición. Primero desaparecen los contenidos protoplasmáticos de las células, luego los tejidos con membranas celulares muy delgadas y finalmente las células de membranas fibrosas, leñosas o celulósicas.

El tamaño de los fragmentos vegetales que se fosilizan está en relación directa con la distancia de su origen al lugar en que cayeron para fosilizarse, y también está condicionado por el movimiento de las aguas que los ha transportado. Si el transporte fue largo, los fragmentos serán cada vez más diminutos, mientras que si no hay transporte (o sea que los vegetales han sido sepultados *in situ*), los fragmentos serán mucho mayores. Este último caso no es frecuente, pero sí muy llamativo, a tal punto que las localidades donde los vegetales se preservan fosilizados *in situ* son consideradas como clásicas y de ellas existen repetidas menciones en los textos y tratados de esta disciplina. En nuestra Patagonia Austral, más precisamente al sur del Río Deseado en la provincia de Santa Cruz, se halla uno de los testimonios más imponentes del que haya registro. Durante una época que data del Jurásico, esta área se hallaba cubierta de grandes bosques de Coníferas. Una catástrofe de origen volcánico sepultó vastas extensiones de estos bosques, muchos de cuyos componentes se fosilizaron, algunos *in situ* en el sentido estricto, o sea con sus raíces y parte basal del tronco parados. Además, no sólo se fosilizaron los troncos, sino también estróbilos masculinos y femeninos, ramas con sus hojas y aun hongos que vivían adheridos a la corteza. El tamaño desmesurado de algunos troncos gigantes, y su abundancia, hacen que esta zona se llame "Los Bosques Petrificados", y constituya una de las grandezas naturales argentinas.

La capacidad mecánica de resistencia a la destrucción de las estructuras vegetales es muy variable. Las partes más compactas y persistentes, como los troncos y las ramas, resisten más a la destrucción y pueden ser transportadas a ciertas distancias (lo mismo acontece con los granos de polen y los esporos). Pero las estructuras florales, en cambio, se destruyen o marchitan fácilmente. Por ello, ciertas partes de los vegetales son decididamente más frecuentes en estado fósil.

El tipo de fósil más perfecto es quizá la *petrificación*. Un fragmento vegetal inmerso en un líquido rico en soluciones minerales es reemplazado molecularmente en el tejido y masivamente en las cavidades por materia inorgánica sin cambiar la forma ni perder la estructura original. Para que la petrificación se produzca se requiere un medio aséptico con mínima oxidación y también es necesaria una mínima acción mecánica del medio (nula turbulencia). Según la solución mineral dominante las petrificaciones suelen ser en general silíceas o calcáreas. El proceso de petrificación es en líneas generales el siguiente: los lúmenes, o sea las partes de las plantas que están vacías u ocupadas por líquido que desaparece cuando el vegetal muere, son rellenados por la solución calcárea o silícea, mientras que las partes resistentes que forman el esqueleto estructural, absorben parcialmente la solución mineral, pero conservan algunos de los componentes originales, químicamente modificados. El comportamiento a nivel molecular de esta sustitución no se conoce. Primeramente se postuló un reemplazo molecular, mas esto es difícil, dada la diferencia estructural de las moléculas orgánicas e inorgánicas involucradas en el proceso. Quizás, las moléculas orgánicas sufren una degradación con pérdida de algunos elementos. El esqueleto estructural del vegetal, en tal caso, puede ofrecer algunos hiatos o lagunas que son rellenadas parcial o totalmente por moléculas inorgánicas. Cualquiera sea el proceso físico-químico, éste no actúa destruyendo la forma original del tejido, sino que la conserva como exacta réplica del original.

La diferencia en la constitución química del mineral que rellena los lúmenes y del que se combina con las partes resistentes del vegetal, se hace evidente por la resistencia diferencial que ofrecen a la corrosión de los ácidos. Este hecho ha permitido desarrollar un técnica de cortes de petrificaciones, conocidos como "peel" [1], que se describirá más adelante.

[1] « Peel » es un término inglés, que equivaldría en nuestro idioma a la palabra despellejamiento.

Las petrificaciones constituyen el tipo de fósil perfecto, ya que podemos estudiar en ellas las estructuras originales con detalle, a veces con tanta perfección como sucedería con un vegetal actual. Las petrificaciones silíceas en general corresponden a troncos y ramas, a veces de dimensiones considerables. Los troncos y los estróbilos (Lám. I, fig. 4) de nuestros Bosques Petrificados de Santa Cruz, son petrificaciones por silicificación. Este tipo de resto es también frecuente en otras formaciones continentales argentinas. En los estratos triásicos de la Cordillera de San Juan y Mendoza, o en la zona de Ischigualasto, en formaciones jurásicas de Patagonia y cretácicas y terciarias de diferentes localidades, se presentan innumerables restos de troncos silicificados, algunos de los cuales han sido estudiados y se mencionarán en el libro. Otras petrificaciones silíceas, aunque más escasas, corresponden a estructuras fértiles o a estípites de helechos, de diferentes épocas mesozoicas, también en nuestra Patagonia.

La petrificación por calcificación es también frecuente. Los ejemplos más hermosos son las famosas "bolas en carbón" (*coal balls*) del Carbónico del hemisferio norte (Europa y EE. UU.) Son masas subesféricas o de diferentes formas, pero siempre redondeadas, que se hallan dentro de mantos de carbón, compuestas de carbonato de calcio, magnesio y piritas de hierro; los niveles en que se presentan pueden ser continuos o bien formando bolsones, y los estratos suprayacentes son por lo general marinos. Los carbonatos que petrificaron los vegetales, han derivado del agua de mar que cubrió los depósitos plantíferos antes de que muchas de las plantas perdiesen su estuctura original por compresión. Cuando no hay sedimentos marinos por encima, la sustancia mineral, en este caso calcárea, ha provenido de alguna otra fuente. En las "bolas en carbón" se han hallado estructuras delicadas, tales como flores, fructificaciones, etc., y su estudio ha revelado la existencia de una exuberante flora de clima húmedo durante el período Carbónico en ese hemisferio. Muchos de los vegetales que estudiaremos, proceden de estas estructuras calcáreas, que todavía siguen brindando novedades luego de casi 100 años de trabajo efectuado por innumerables investigadores. Hasta el presente, no hemos hallado nada semejante en nuestro hemisferio.

Las aguas descargadas de fuentes termales pueden proveer suficiente cantidad de minerales para la petrificación de grandes cantidades de vegetales. En la famosa localidad Rhynie, de Escocia, durante el Devónico Medio, hubo una vegetación herbácea densa, casi pantanosa,

que por las condiciones tóxicas debidas a la falta de ventilación del suelo, no se descomponía y por lo tanto, formaba una verdadera turbera. Aguas de origen hidrotermal que se infiltraron en un momento dado, cargadas de silicatos, saturaron el ambiente y se alteraron formando un cemento que aprisionó los restos vegetales y los petrificó. De este yacimiento, único en todo el mundo por su tipo, provienen los testimonios quizás de mayor trascendencia en la Paleobotánica, que corresponden a los primeros vegetales que conquistaron la tierra firme, con una estructura muy primitiva, que merced a la excelente preservación pudo ser estudiada en sus ínfimos detalles. (Ver capítulo Psilofitópsidas).

Otros minerales pueden actuar como petrificadores de restos vegetales: piritas de hierro, fosfatos, sulfatos, etc.

El tipo de fósil vegetal más común es la *impresión* o *impronta* (Lám. I, fig. 1). Como el nombre indica, se trata de la impresión de una parte del vegetal en un sedimento que al compactarse no destruyó los rasgos grabados por el vegetal. Las impresiones de tallos o troncos, como de las semillas, no ofrecen mayor interés, por cuanto no presentan caracteres distintivos importantes. Pero en cambio, las improntas de las hojas y de las fructificaciones, sí presentan interés, toda vez que las mismas tengan rasgos morfológicos distintivos. Como se sabe, las hojas suelen tener sistemas de venación distribuidos según modelos que pueden ser característicos a diferentes grupos taxonómicos. Incluso la forma general de la hoja lleva implícito un carácter que puede ser de valor sistemático. Los primeros paleobotánicos, trabajaron exclusivamente con este tipo de fósil vegetal, y desarrollaron un interesante sistema de clasificación artificial de las hojas, algunos de cuyos nombres son aceptados actualmente.

Otro tipo de fósil que necesita una mátrix de grano fino en su formación es el *molde*. El resto vegetal en este caso no pierde la forma general, pero sí todo resto orgánico original y sus estructuras. Es común en tallos y troncos y la forma de los moldes de los mismos es un buen indicio de las presiones a que los sedimentos fueron sometidos luego de su formación (Lám. IV, fig. 1).

En los yacimientos con muchas improntas vegetales, suelen hallarse ocasionalmente moldes de tallos o troncos muy achatados, los que presentan cierta utilidad sistemática, especialmente en aquellas plantas que tienen un vacío medular rellenado por el sedimento, reproduciendo la estructura general de la cavidad interna (por ejemplo en las

Cordaitales, orden de Gimnospermas, la médula se presentaba tabicada transversalmente; estos moldes suelen reproducir estos tabiques).

Las *compresiones* (incrustaciones según otros autores) se forman con el mismo proceso general que rige la petrificación (Lám. I, fig. 2). Pero en ésta, se mantiene la forma original de la planta mientras que una compresión es modificada sustancialmente por la presión vertical de los sedimentos de la columna supraestante. En una compresión, las dimensiones verticales de la planta se reducen mientras que las horizontales quedan poco modificadas. Durante el proceso de fosilización aparte de modificarse la forma suceden cambios químicos: los componentes celulósicos y la lignina se convierten en carbón por una paulatina degradación química. La cutícula epidérmica de las plantas y las exinas de los esporos y granos de polen, no cambian sustancialmente de composición química. La masa carbonizada que constituye el tejido interno de los fragmentos comprimidos, generalmente no tiene ya estructura, destruida durante el proceso de compresión y modificación química ulterior. Sin embargo es posible a veces rescatar algo de la estructura, mediante técnicas especiales. Las compresiones son relativamente comunes en los sedimentos de origen continental o costanero; las hojas y las frondes de los helechos se adaptan magníficamente a este proceso de fosilización por su forma aplanada, depositándose paralelamente a los planos de estratificación, no alterándose su forma general. Cuerpos más voluminosos, como los troncos, sufren en cambio una deformación vertical notable, y por ello su interpretación suele ser mucho más difícil. Algunas estructuras fértiles pierden su forma original al comprimirse verticalmente, pero preservan algunos detalles estructurales que permiten su reconstrucción. Estas estructuras se presentan como manchones carbonosos deformes que comparados con troncos u hojas adyacentes, parecen negar la posibilidad de una interpretación; es por ello que el estudio de las estructuras fértiles comprimidas no llaman en general la atención de los investigadores, principalmente noveles, porque la atención de los mismos es atraída por restos aparentemente mejor preservados o de mayor significación. El desarrollo de técnicas especiales ha permitido efectuar el rescate de este tipo de estructuras para develar los rasgos anatómicos que de otra forma quedarían invisibles. Los aportes en este sentido, han permitido conocer numerosos vegetales de diferentes categorías taxonómicas, en forma bastante completa. En este aspecto, deben mencionarse especialmente los trabajos de J. Walton en Gran Bretaña, quien en 1936 llamó la atención sobre este tipo de fósil vegetal, demostrando al mismo tiempo las posibilidades que se abrían con dichos estudios.

Ciertos componentes orgánicos de una planta son extremadamente resistentes a la oxidación y a la descomposición. La cutícula que cubre la epidermis (Lám. I, fig. 3) y la exina de los granos de polen y los esporos (Lám. I, fig. 5) son los dos ejemplos más importantes. Durante el proceso de fosilización, estas membranas no alteran mayormente su composición química original y preservan sus estructuras: por esto, los restos fósiles de este tipo se denominan *momificaciones*. Los demás componentes del organismo, han desaparecido (y aún puede no haber impresión del vegetal en la matriz circundante). La frecuencia de este tipo de fósil es mayor de lo que se pensaba, y su estudio está probando ser de gran valor. Los granos de polen y los esporos, suelen hallarse en sedimentos no sólo de origen continental sino también marino, ya que estas estructuras son la única parte de una planta terrestre que está supeditada a una amplia dispersión, llegando a depositarse muy lejos de la planta madre que la produjo. Para los fines de la geología del petróleo y del carbón, el estudio de los granos de polen ha probado ser de relevante importancia, por cuanto estas estructuras microscópicas son frecuentes en todo tipo de sedimentos, y su variedad es tal que permite efectuar certeras correlaciones regionales. En estratigrafía, muchos granos de polen son excelentes fósiles guías (o sea que tienen una amplia distribución geográfica en un lapso de existencia relativamente breve).

En la Paleobotánica, el estudio de las cutículas fósiles (análisis cuticular) ha abierto nuevos e insospechados campos. Dos de los más destacados cultores, R. Florin en Suecia y T. M. Harris en Gran Bretaña han demostrado las bondades de este análisis, tanto desde un punto de vista botánico como estratigráfico. Es curioso que el análisis cuticular se ha aplicado hasta ahora en los vegetales fósiles (a excepción de los estudios de Florin sobre algunas gimnospermas actuales) y no se le ha prestado mayor atención en los vegetales recientes. En realidad, el estudio de las cutículas tiene la limitación establecida por su presencia como elemento resistente (grueso) en las Gimnospermas y las Angiospermas; mientras que en los helechos, la cutícula epidérmica es muy delicada y pocas veces puede fosilizarse. El rescate de las cutículas de un sedimento y su tratamiento posterior no es muy difícil. Es importante destacar que las estructuras fértiles de los vegetales, tales como los frutos y las semillas, presentan membranas cutinizadas, tanto internas como externas. En las semillas, se puede determinar la

cantidad de membranas internas y estudiar la estructura de cada una de ellas. Este aspecto reciente de la Paleobotánica se conoce como Carpología, y presenta evidente interés sistemático.

En Argentina, el estudio de las compresiones y de las momificaciones es un tema encarado muy recientemente. La existencia de yacimientos con vegetales momificados y comprimidos abre muchas posibilidades. Un caso realmente notable, en este sentido, lo constituye la formación cretácica de Baqueró, en la provincia de Santa Cruz. Allí, las momificaciones son tan perfectas que prácticamente no necesitan mayor tratamiento químico para su preparación y montaje. Por otra parte, hallamos muchas compresiones triásicas en la zona de Ischigualasto (San Juan) o Potrerillos (Mendoza).

Muchos ejemplos de vegetales momificados o comprimidos serán vistos en este libro, algunos de procedencia argentina y otros de yacimientos clásicos de otras partes del mundo, como en el caso de la famosa localidad Yorkshire en Inglaterra, de edad jurásica.

PAPEL DE LAS PLANTAS EN LA CONSTITUCION DE LAS ROCAS

Algunas rocas sedimentarias tienen una proporción importante de restos orgánicas fosilizados, o bien ellas mismas son producto de secreción o incrustación de organismos vegetales. Estos tipos de sedimentos se denominan organógenos y tienen importancia económica en ciertos casos.

Hay tres tipos importantes de sedimentos organógenos. Rocas de origen calcáreo, silíceo y rocas carbonosas.

Rocas calcáreas

1) Restos calcáreos de algas.

Muchas algas rojas (Rodofíceas) presentan incrustaciones calcáreas, o prácticamente son calcáreas. Muchas tienen distribución universal y viven en todos los mares. Ciertas algas verdes (Clorofíceas) también presentan calcáreo y viven en regiones cálidas. Muchas de estas algas suelen formar grandes bancos en la misma forma que los corales y se han encontrado así al estado fósil ya a partir del Silúrico. Otras algas, las Caráceas, que viven en praderas sumergidas, tiene incrustaciones calcáreas en sus oogonios, los que pueden acumularse en grandes cantidades que al fosilizar, constituyen yacimientos.

Los calcáreos oolíticos pueden en parte pertenecer o corresponder a productos de secreción, o bien pueden ser el resultado de la acción biológica de ciertas algas Cianofíceas (algas azules). Estas algas facilitan la precipitación calcárea, descomponiendo el bicarbonato que está en solución, para asimilar el gas carbónico. Fósiles enigmáticos del Paleozoico se atribuyen a estos precipitados que serían el producto de la actividad de organismos que ya no existen. Los travertinos tienen probablemente el mismo origen.

2) Calcáreos de origen bacteriano.

La acción de *Bacterium calcium*, facilita la precipitación de carbonato de calcio, en lugares cerrados y con poco oxígeno. En medios ricos en materia orgánica, los bacterios denitrificantes producen amoníaco, que con anhidrido carbónico produce carbonato de amonio; éste, con sulfato de calcio da sulfato de amonio y carbonato de calcio que precipita. Agunos bacterios tienen la propiedad de precipitar otros elementos, tales como el hierro, el azufre, etc., que por la acumulación de los productos precipitados forman rocas que son verdaderamente organógenas.

Rocas silíceas

Un grupo de algas microscópicas, las Diatomeas o Bacillariofitas, poseen una caparazón llamada frústulo, segregada por el organismo durante su existencia y que mineralógicamente está compuesta de sílice. Estos frústulos, luego de que el vegetal se extingue, precipitan (tanto en aguas marinas como en aguas continentales) y constituyen el llamado *fango de diatomeas*. Este fango, por procesos diagenéticos posteriores puede consolidarse y se transforma en *diatomita*, que es una roca organógena compuesta en gran parte por estos restos, más otros también de origen vegetal o bien animal (Silicoflagelados, Radiolarios, espículas silíceas, etc.).

En ciertos sedimentos de origen continental, pueden hallarse grandes concentraciones de células silicificadas pertenecientes a la familia de las Gramíneas.

Rocas carbonosas

Entre las rocas organógenas de origen vegetal, el carbón tiene gran importancia económica. Hay diversas definiciones del término carbón.

Una definición estratigráfica postula que el carbón es una roca combustible que según su antigüedad geológica puede ser:

1) turba: actual y Cuartario.
2) lignito: Terciario y Mesozoico.
3) antracita: Paleozoico.

Una definición petrográfica de carbón fue dada por J. Schopf (1956): "El carbón es una roca de combustión rápida, conteniendo más del 50 % en peso y más del 70 % en volumen de material carbonoso, formado por compactación de diversos restos vegetales alterados, similares a los hallados en depósitos turbosos. Las diferencias en el tipo de material, plasticidad, grado de metamorfismo y variación de impurezas, son características de las distintas variedades de carbón".

Los constituyentes orgánicos básicos en los carbones, que pueden reconocerse al microscopio, se denominan *macerales*.

Tipos de carbones

Según la clasificación de Emberger (1944) hay tres tipos fundamentales de carbones: terrígenos, mixtos y planctónicos (o *bog-heads*).

Los elementos que concurren a la formación de los carbones terrígenos son tejidos vegetales incrustados, por ejemplo esclerénquima, tejidos secretores, cutículas y esporos. El parénquima, colénquima y todos los tejidos celulósicos desaparecen formando en parte la pasta del carbón. Es común la separación de estos elementos en horizontes definidos; por ejemplo, hallamos esporos en un horizonte y cutículas en otro. Los carbones bituminosos o de cutina, están formados por cutículas y exinas de esporos y granos de polen, más restos de aparatos secretores. Según la selección del material, los carbones bituminosos se diferencian en carbones de cutícula y carbones de esporos.

Otros tipos de carbones terrígenos son los compuestos por fragmentos de tejidos incrustados y elementos secretores que se denominan carbones lignocelulósicos o carbón cocke. La pasta de estos carbones formaba originalmente una suspensión coloidal, producto de descomposición de los elementos no resistentes de los vegetales. Dicha suspensión, en un momento determinado coagula y precipita. Este carbón es de naturaleza orgánica pero al microscopio no se observa organización de los tejidos. La pasta estaría formada por parénquima, protoplasma, productos metabólicos, etc.

Los carbones terrígenos se forman en aguas muy someras.

El segundo tipo de carbón es el *cannel-coal* o carbón mixto. Están constituidos por cutículas, esporos, restos de tejidos esclerificados, y algas, con pasta amorfa. Se forman en una facies más profunda (presencia de algas), con un ritmo tranquilo de sedimentación. Frecuentemente, los carbones mixtos están en contacto con los carbones de cutina y los ligno-celulósicos.

Los carbones planctógenos o *Bog-heads*, se forman por elementos planctónicos que se incluyen en una pasta por acumulación de algas o algunos animales microscópicos, en facies de aguas calmas y profundas. La pasta amorfa o cemento, estaría constituida principalmente por la gelatina que segregan las algas para vivir agrupadas en colonias. Las algas que forman los carbones planctógenos (por ejemplo las Botriococcáceas) tienen una sustancia que llamamos gelosa (que es un extracto de células más materia albuminosa, protoplasma de células y además sustancias oleaginosas). Esta gelosa, en el proceso de formación de las rocas carbonosas forma el sapropel, el cual por compactación se transforma en sapropelita (por un proceso de vaciado de contenido celular y la destrucción del protoplasma). Quedan pues la gelosa y las sustancias oleaginosas que, por posteriores procesos de fermentación, condensación y solidificación se transforman en carbón.

Génesis de los depósitos carbonosos.

Existen dos hipótesis sobre la formación del carbón. La primera, postulada ya por A. Brongniart, y seguida por Potonié entre otros, considera que los carbones son de *formación autóctona*, o sea de que se forman *in situ*, en el mismo lugar donde vivían las plantas, por turbificación de la vegetación palustre o por putrefacción del sapropel, en ambientes de aguas profundas, poco ventiladas. La vegetación era básicamente acuática, con alguna mezcla de animales y fragmentos vegetales. Según el producto de la descomposición el resultado final conduce a la formación de carbón brillante, leñoso, derivado de la turba o bien carbón derivado de la descomposición del sapropel, en aguas profundas (carbón mate).

La segunda hipótesis, de la *aloctonia*, avanzada por Grand 'Eury, Fayol y otros, sostiene que hay un transporte de los fragmentos orgánicos antes de su deposición. La deposición de los fragmentos orgánicos se produce por orden de densidad: de tal manera, los cuerpos más livianos se depositan más lejos del lugar de origen.

En realidad ambas hipótesis tienen razón pues existen los dos tipos

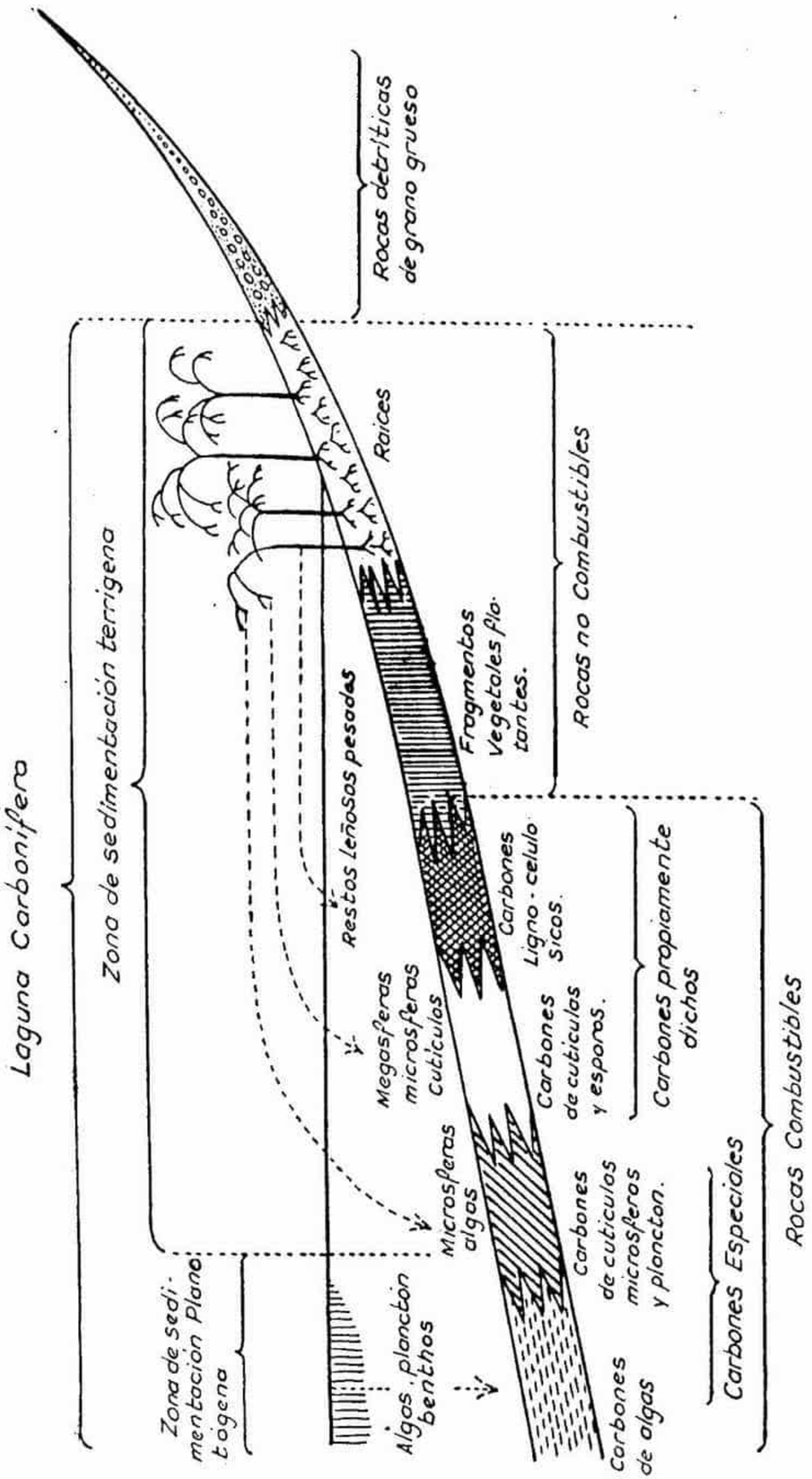


Fig. 1. — Esquema mostrando la formación simultánea de algunos tipos de sedimentos carbonosos. (adaptado de Duparque, según Emberger, 1944).

de carbones, tanto los alóctonos como los autóctonos. Duparque (1933) ha demostrado esto al efectuar estudios de carbones en cuencas cerradas de Francia. En la figura 1 presentamos el esquema propuesto por Duparque para explicar la formación de los principales tipos de carbones en cuencas cerradas.

En la parte derecha del esquema se muestran los sedimentos de aguas torrentosas que desembocan en la laguna. Por la naturaleza del sedimento (detrítico grueso) no hay posibilidad de formación de depósitos carbonosos. Sólo en el sector lindante con la laguna, pueden carbonizarse raíces o partes de troncos que vivían *in situ* y fueron sepultados sin ser arrastrados. La parte costanera de la laguna tiene sedimentos de tipo areniscoso, pero alejándose hacia la parte profunda de la cuenca, el grano de los sedimentos acarreados va disminuyendo en su diámetro hasta ser de tipo pelítico.

Un ejemplo hermoso de raíces y partes de troncos conservados en facies costaneras de cuencas está representado en el Parque Victoria de Glasgow, Escocia (Walton, 1948). Estas raíces corresponden a gigantescas Licópsidas carbónicas de más de un metro de diámetro que se petrificaron *in situ* (o sea que no se produjo acarreo de los restos).

Sin embargo, los diferentes restos vegetales que se desprenden de la planta madre por distintas causas, caen al agua y flotan hasta hundirse. Depende de la densidad y porosidad de estos fragmentos la distancia a que éstos se hundirán en la cuenca. Esto va acompañado al mismo tiempo por la selección granulométrica del detrito sedimentario que viene de la costa. En la zona cercana a la costa de la cuenca se depositan algunos restos de vegetales pero hay aún mucho acarreo de sedimentos groseros. La roca resultante, no será aún combustible. A mayor profundidad de la cuenca, ya se forman las rocas combustibles, que por orden darán los carbones lignocelulósicos, terrígenos mixtos y planctógenos.

Este esquema, es prototípico de una cuenca cerrada que tenía una determinada vegetación en sus inmediaciones. Evidentemente puede haber muchos otros tipos de cuencas, con variada vegetación y con diferentes tipos de aportes sedimentarios.

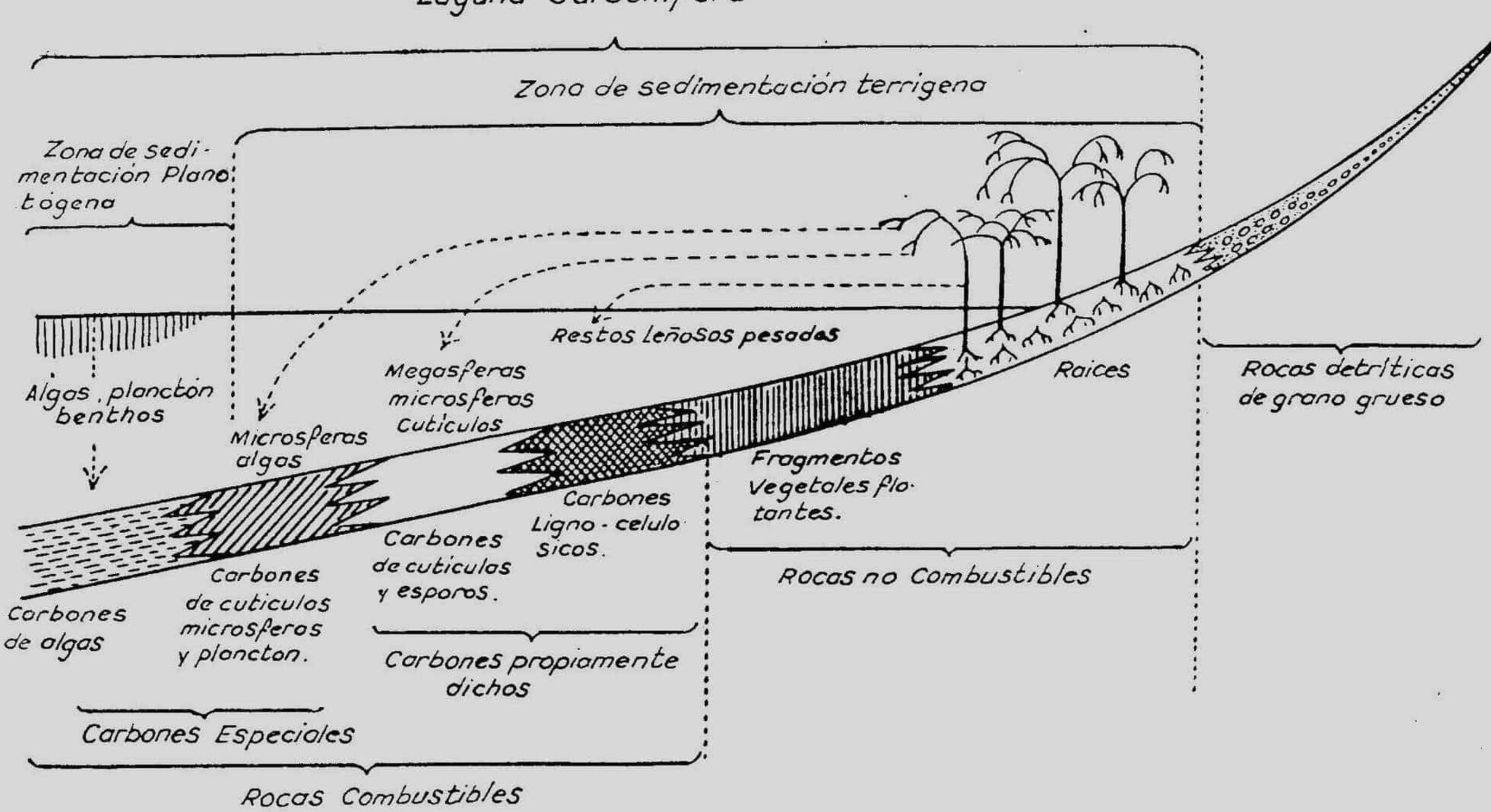


Fig. 1. — Esquema mostrando la formación simultánea de algunos tipos de sedimentos carbonosos. (adaptado de Duparque, según Emberger, 1944).

TECNICAS DE PREPARACION DE LOS VEGETALES FOSILES

La evolución de los estudios paleobotánicos ha estado supeditada, por una parte, a los descubrimientos de nuevos yacimientos con restos vegetales y por otra, al perfeccionamiento de las técnicas que permitieron indagar en la estructura íntima de las plantas. En los albores de la Paleobotánica, a comienzos del siglo XIX, sólo se trabajó con impresiones de plantas (principalmente hojas). Con el advenimiento de la microscopía, comenzaron a efectuarse cortes de rocas y de petrificaciones de troncos. Estos cortes permitieron conocer la anatomía de muchos vegetales extinguidos. Aún hoy la técnica del corte petrográfico aplicada a petrificaciones vegetales se utiliza frecuentemente. Pero el desgaste de material al hacer tales cortes, a menudo permite efectuar una sola sección de un fragmento dado. En el presente siglo, J. Walton utilizó por primera vez una nueva técnica que permite efectuar cortes seriados de muchas petrificaciones sin mayor desgaste de material. Esta técnica, ahora algo perfeccionada, se conoce como *técnica del peel*, y puede aplicarse a aquellas petrificaciones que tienen una coloración diferencial marcada entre los lúmenes y las paredes de las estructuras (esta coloración diferencial, va acompañada a una composición química diferente, como ya se ha visto). Se efectúa primero un corte de la petrificación en el plano deseado, y luego se pule la superficie hasta que quede prácticamente especular. Según el tipo de petrificación se ataca cierto tiempo la superficie pulida con un ácido (si es sílice con ácido fluorhídrico, si es calcárea con ácido clorhídrico) y se lava. Se aplica luego una película de acetato de celulosa que se fija con acetona a esa superficie y al secar el film, se lo arranca. La película, aprisionará todos los elementos estructurales que sobresalen por un ataque diferencial del ácido (el cual carcome más los lúmenes, dejando las paredes celulares en relieve). Este peel se puede montar en bálsamo de Canadá y estudiarlo al microscopio.

Pero las petrificaciones no son fósiles muy frecuentes y por lo tanto el uso del peel se ve limitado. Hemos visto que otros tipos de fósiles son más frecuentes en los sedimentos y de ellos, las compresiones y momificaciones pueden considerarse como más numerosos que las petrificaciones.

El mismo J. Walton describió una técnica para efectuar el rescate de las compresiones de la matrix rocosa en que éstas estaban incluidas. Este método se conoce como *transferencia*. Se cubre la compresión

(fragmento de hoja, semilla, fructificación, etc.) con una película líquida de acetato de celulosa dispersa en acetona. Al secar ésta, se sumerge el bloque de la roca con la compresión en un ácido que disgregue los minerales o los disuelva (HF o HCl). La compresión quedará adherida al film de acetato de celulosa y se liberará de todas las partículas rocosas de la matrix, dado que estos ácidos no actúan sobre el carbón y sobre el acetato de celulosa. Rescatada o transferida la compresión, se procede a su estudio, o bien se puede seguir el tratamiento químico buscando diafanizar ciertas estructuras.

Allí donde hay cutículas, se puede rescatarlas de la matrix mediante procedimientos químicos. La cutícula es resistente a muchos ácidos y prácticamente no puede ser destruida a no mediar una acción muy prolongada con agentes químicos concentrados. La matrix rocosa puede disgregarse o eliminarse con los ácidos fluorhídrico y clorhídrico. El elemento carbonoso que puede estar presente, se elimina con la mezcla Schultze (ácido nítrico y clorato de sodio o potasio) y lavado con álcali (hidróxido de potasio o amoníaco). Las cutículas pueden ser lavadas y montadas para su estudio al microscopio; incluso, para hacer resaltar ciertos detalles, pueden efectuarse coloraciones con safranina. La aplicación de estas técnicas en el análisis cuticular datan ya del presente siglo, y recién en los últimos decenios se va propagando ampliamente.

Con el advenimiento de la microscopía moderna, de mayor poder resolutivo con grandes aumentos, y con el análisis del contenido orgánico de los sedimentos, se desarrolló una nueva disciplina, la *Palinología*, que se dedica al estudio de los granos de polen y los esporos. Los primeros palinólogos, demostraron la importancia de estos microelementos que son constantes en cuanto a forma y estructura en los diferentes taxones del reino vegetal.

Los esporos y el polen, presentan una cobertura resistente a los agentes químicos, la exina, que puede preservarse como una momificación en los sedimentos. La dispersión de los granos de polen y la masiva producción de los mismos por una sola planta, hacen de estos microfósiles elementos de gran utilidad para reconocer la existencia de vegetales en rocas que de otra manera parecían estériles. Las innumerables aplicaciones de esta disciplina han derivado en un cúmulo de información que durante los últimos años ha aparecido en muchas revistas especializadas. El rescate del polen de los sedimentos, sigue el mismo principio del análisis cuticular. Se desintegra la roca con los

ácidos mencionados y se oxida el residuo con la mezcla Schultze. Se obtiene entonces un residuo concentrado que contiene polen y esporos, entre otros probables restos. Ciertos minerales sedimentarios que no se atacan por los ácidos, pueden ser separados mediante un proceso de decantación en un líquido de un peso específico cercano a 2; los granos de polen flotarán en ese líquido, mientras que el resto puede precipitar. El afinamiento de las técnicas de maceración de muestras sedimentarias para rescatar polen permite en ciertos casos el uso de vibradores ultrasónicos que limpian las exinas de suciedades adheridas.

Siendo los granos de polen mucho más frecuentes que todos los tipos de fósiles vegetales, el futuro se abre promisorio para la disciplina que cultiva su estudio, y ya actualmente existen más palinólogos que paleobotánicos en una proporción quizás alarmante.

Todo el cúmulo de informaciones que se está obteniendo con las nuevas técnicas de estudio, se refleja en un notable afinamiento en la descripción de restos vegetales que de otra manera pasarían desapercibidos. Ordenes enteros han sido descubiertos mediante estas técnicas y muchos aspectos oscuros de la sistemática botánica han sido aclarados.

En nuestro país, estas técnicas comenzaron a aplicarse hace pocos lustros, y la abundancia de material paleofitológico permite visualizar un futuro muy fructífero.

PALEOBOTANICA Y GEOCRONOLOGIA

Es sabido que la Paleontología es el pilar básico sobre el que reposa la Estratigrafía, dado que los fósiles suelen caracterizar distintas épocas del desarrollo geológico de la tierra. Desde que apareció la vida en el planeta, los organismos animales y vegetales fueron cambiando. Dichos cambios podían ser graduales o bien bruscos. En este último caso, las causas de extinción de las formas de vida pueden ser intrínsecas (muerte filética de un conjunto de organismos) o bien extrínsecas (muerte por accidentes o catástrofes). Todos los organismos, en mayor o menor grado han dejado su pista en las rocas sedimentarias, y éstas, se caracterizan entonces por el contenido paleontológico. De tal manera, se han esbozado sucesivas etapas de la vida en la tierra que unidas a otras características geológicas (movimientos orogénicos, vulcanismo, intrusiones ígneas, etc.) han servido para establecer un cuadro geocronológico de la historia terrestre. En un comienzo, se establecieron los límites temporales entre los diferentes

CUADRO GEOCRONOLOGICO

Era	Período	Epoca	Millones de años
Cenozoico	Cuartario		
	Terciario	Plioceno	7
		Mioceno	26
		Oligoceno	37-38
		Eoceno	53-54
		Paleoceno	65
Mesozoico	Cretácico	Superior	100
		Inferior	136
	Jurásico	Superior	162
		Medio	172
		Inferior	190-195
	Triásico	Superior	205
		Medio	215
		Inferior	225
Paleozoico	Pérmico	Superior	240
		Inferior	280
	Carbónico	Superior	325
		Inferior	345
	Devónico	Superior	359
		Medio	370
		Inferior	395
	Silúrico		430-440
	Ordovícico		500
	Cámbrico		570
Precámbrico más antiguo			3.800

Fuente: Symposium on the Phanerozoic Time-Scales, Geological Society o London, 1964.

períodos de este cuadro (en millones de años) en forma muy aproxi mada, en base a datos paleontológicos. Más recientemente, nuevas téc nicas en el estudio de minerales radiactivos, han permitido calcula la edad absoluta de muchas rocas y por lo tanto se han precisado lo límites temporales entre los períodos y épocas. Una notable coinci dencia entre los datos aportados por la paleontología y por los métodos de edades absolutas es evidente.

Entre los distintos fósiles animales y vegetales, hay algunos que tienen características importantes desde el punto de vista estratigrá

fico, dado que han tenido una corta existencia temporal y se distribuyeron en amplias zonas geográficas, o sea que tuvieron un corto biocrón y fueron cosmopolitas. Tales fósiles se denominan *fósiles guías*, y su conocimiento es esencial para trabajar en estratigrafía. Otros fósiles, tienen una existencia geológicamente amplia (de largo biocrón) y no son aptos para los fines estratigráficos. Ciertos fósiles están restringidos temporalmente y arealmente; los mismos pueden tener entonces importancia estratigráfica circunscripta a una región determinada por su presencia. Pero no sólo en base a fósiles guías se puede efectuar determinación de edades. Ciertos grupos de fósiles, aunque de amplio biocrón, tuvieron predominancia numérica en determinados momentos geológicos, en otras palabras, han tenido un *acmé* en determinada época o período. Se pueden determinar edades en base a estos conocimientos.

Otro aspecto importante de la estratigrafía es el de efectuar correlaciones entre formaciones geológicas de la misma edad, prescindiendo en principio de conocer la edad absoluta de las mismas. De esta manera, se construyen cuadros geológicos locales o regionales, registrándose la presencia de las diferentes formaciones. Estos cuadros regionales, son luego correlacionados con otros donde la historia geológica es diferente, estableciéndose paralelos, cuando los hay, o bien estudiando la secuencia de los distintos eventos en forma comparativa. La Paleontología, es nuevamente la disciplina básica para efectuar correlaciones, ya sea locales, regionales o mundiales.

Una premisa fundamental para el palentólogo-estratígrafo es la de tener conocimientos biológicos suficientes como para interpretar los restos fósiles ya sea botánicamente o zoológicamente. La afinidad biológica puede facilitar la tarea del estratígrafo; además, corresponde tal conocimiento por cuanto es el método científico correcto, dado que trabajamos con restos de organismos y no con objetos desvinculados de la botánica o zoología. Tener conocimientos biológicos suficientes para interpretar los restos fósiles es a veces difícil, por cuanto tenemos que aprender siempre algo más, ya que trabajamos con formas de vida extinguidas; pero no hay que olvidar que en ciencia, ignorar conocimientos que pueden ser útiles constituye una faceta netamente negativa del investigador que se despreocupa, y que puede conducir a resultados erróneos. No hay que olvidar que el reconocer un organismo, ubicarlo sistemáticamente en un cuadro de clasificación natural, aporta inmediatamente una serie de datos adicionales de carácter ecológico, climático, etc., comparando con sus símiles o cercanamente símiles de la actualidad. Este aspecto tan importante se subraya aquí por cuanto en ciertas orientaciones de Paleontología se prescinde prácticamente del aspecto biológico de los fósiles y se trabaja con ellos como si fueren letreros que tienen impresos la edad y un nombre convencional, los que luego se barajan sin ningún criterio de afinidad tanto botánica como zoológica. Si bien es cierto que muchos grupos de organismos no persisten en la actualidad eso no significa que no podemos descubrir las condiciones en que han vivido. Todos los órganos responden a funciones determinadas y éstas, a su vez, responden al medio ambiental en que vive un individuo. Por lo tanto, reconociendo esos órganos y homologándolos a los órganos de animales o plantas que ya se conocen, podemos deducir, con un método indirecto de análisis, las condiciones ambientales en que vivió el individuo.

El razonamiento netamente utilitario, que considera a los fósiles sólo como objetos inanimados que sirven para caracterizar tal o cual horizonte o piso geológico, recuerda un poco a los biólogos de antaño, cuando creían aún en la inmutabilidad de las especies. Y justamente a la Paleontología se debe la presentación de argumentos decisivos que permitieron en parte formular una nueva concepción del mundo orgánico, que ha evolucionado y evoluciona sin cesar. De allí que aquellos paleontólogos que trabajan con una visión muy reducida, no pueden de ninguna manera construir esquemas paleobiológicos de la vida en el pasado, que es en definitiva lo que busca la Paleontología.

PRINCIPIOS DE LA SISTEMATICA PALEOBOTANICA

En la presente obra se sigue, en líneas generales, el sistema de clasificación del Reino Vegetal dado en el Syllabus der Pflanzenfamilien (Engler, Ed. 1954).

Existen muchas divisiones aceptadas dentro de la Super División *Talofitas*; estas plantas están escasamente representadas al estado fósil, en su amplia mayoría debido a su naturaleza delicada. Sin embargo, ciertos microorganismos vegetales poseen partes duras y resistentes al tratamiento con reactivos químicos y pueden ser recuperadas de los sedimentos y estudiadas microscópicamente. Las Diatomeas son un ejemplo. En años recientes, con el advenimiento de la Palinología, han comenzado a descubrirse otros tipos de microorganismos, muchos de origen vegetal. Tal es el caso de los Dinoflagelados y sus quistes

(Histricosféridos) que son frecuentes en sedimentos planctónicos. Este capítulo se halla en activo desarrollo. En la presente obra, se tratarán escuetamente aquellos grupos de talofitas que tienen representantes fósiles, mientras que se verán con mucho más detalle las plantas superiores o Cormofitas que están representadas al estado fósil de mejor manera. De éstas, se estudiarán preferentemente los vegetales agrupados en las divisiones Pteridophyta y Gymnospermae, que han existido durante la segunda mitad del Paleozoico hasta el Mesozoico alto con exclusividad. Las Angiospermas, grupo moderno en el Reino Vegetal, serán tratadas brevemente en su faz descriptiva, por cuanto no ofrecen el interés de la novedad científica dado que casi todos los géneros se conocen en la actualidad.

En las Pteridofitas reconoceremos las siguientes clases:

1) Psilophytopsida
2) Lycopsida
3) Articulatae (Sphenopsida)
4) Filicopsida.

Las Psilotópsidas, que suelen incluirse como clase independiente, son consideradas por algunos paleobotánicos como el punto cuspidal de las Psilofitopsidas; por otra parte, se hallan representadas en la flora actual sólo por dos géneros. Las Licópsidas y Sfenópsidas, actualmente están representadas por muy pocos géneros, mientras que en el pasado geológico eran abundantes y aún dominantes en las asociaciones paleoflorísticas, en especial durante el Paleozoico. Las Filicópsidas también fueron importantes en el Paleozoico y a través de todo el Mesozoico: constituyen el único grupo de pteridofitas que hoy perduran con un apreciable número de géneros distribuidos en todo el globo.

En la División Gymnospermae estudiaremos las siguientes clases:

1) Cycadopsida
2) Coniferopsida
3) Taxopsida
4) Chlamydospermae.

En las Cicadópsidas se reconocen varios órdenes extintos: Pteridospermales, Caytoniales, Glossopteridales, Bennettitales y Pentoxylales. Sólo las Cicadales perduran en la actualidad con pocos géneros. Las Ginkgoales, representadas actualmente por una sola especie, serán tratadas en la clase de las Coniferópsidas, junto a las Cordaitales

(exclusivamente paleozoicas) y a las Coniferales, que son actualmente las Gimnospermas más representativas y que dominaron en el Mesozoico.

Las Taxópsidas, una clase restringida al Hemisferio Norte, tuvieron ya representantes mesozoicos. Las Chlamydospermae presentan asimismo un magro registro geológico.

Finalmente, se incluyen las Progimnospermópsidas, una clase recientemente definida, que presenta caracteres intermedios entre las Pteridofitas y Gimnospermas, pero cuya verdadera ubicación sistemática aún no ha sido esclarecida.

Dentro de los diferentes órdenes, se caracterizan brevemente las familias más importantes y en ellas se presentan los diferentes géneros. Las definiciones de los géneros se inspiraron en las diagnosis (originales y/o enmendadas) dadas por diferentes autores. En ellas, se han tratado de indicar las características más salientes (morfológicas y/o anatómicas); de tal manera, el estudioso puede llegar a una clasificación primaria con relativa comodidad. Algunas definiciones son directamente transcripciones de las diagnosis, y han sido utilizadas en los casos en que las mismas eran explícitas. Se ha tratado de presentar las definiciones de aquellos géneros que tienen importancia teórica o estratigráfica, o bien de los que están presentes en nuestras tafofloras australes. Las listas específicas del material argentino, pueden, en el caso de especialistas sudamericanos, ser ampliadas con taxa de esos países, dado que los géneros son usualmente los mismos.

ALGUNOS PROBLEMAS EN EL ESTUDIO DE LAS PLANTAS FOSILES

La asignación de los taxones genéricos a distintos grupos es, muchas veces, algo arbitraria en Paleobotánica. Una planta fósil no es un vegetal entero, tal como llega a nuestras manos: representa fragmentos de un vegetal. A estos fragmentos les damos un nombre genérico y específico siguiendo las estipulaciones provistas en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Es menester, entonces, tener siempre en cuenta que un género o especie de planta fósil *representa* sólo una parte del vegetal original. Frecuentemente, los nombres genéricos llevan un sufijo que indica la parte de la planta a que el mismo corresponde. Por ejemplo:

Lepido - phyllum: hoja
Cordai - carpus: fruto

Allico - spermum: semilla
Cordai - anthus: flor o inflorescencia
Masculo - strobus: estróbilo
Dado - xylon: leño, xilema
Cicatricosi - sporites: esporo
Caytoni - pollenites: polen.

Asimismo, ciertos géneros llevan el nombre de plantas actuales con el sufijo *ites, Ginkgo, Ginkgoites, Gleichenia, Gleichenites,* etc. Algunos autores, cuando no hallan diferencias fundamentales con los órganos vivientes, denominan el resto fósil con el nombre actual. Ello sin embargo, no es aconsejable, por cuanto puede haber similitud entre el representante fósil y el actual en ese órgano, pero nada se conoce sobre los demás órganos para efectuar una comparación acabada; en repetidas oportunidades, se ha podido demostrar que esas diferencias existen.

Otro hecho frecuente en Paleobotánica es la reconstrucción de una planta a través de succsivas investigaciones o hallazgos de sus diferentes partes. Por ejemplo, a una hoja le damos el nombre A; luego encontramos un tronco y le damos el nombre B; posteriormente se encuentra un ejemplar que tiene las hojas y sus ramas conectadas orgánicamente al tronco, o sea A con B. En tal caso, para ese ejemplar se usa el nombre que tiene prioridad, que es A. Para ejemplares que no se hallen en conexión se sigue utilizando los nombres genéricos originales. En la literatura paleobotánica existe un caso ya clásico. En el año 1828, Brongniart describió la especie *Sphenopteris hoeninghausi* en base a frondes. *Sphenopteris* es un género-forma o morfogénero, para un tipo determinado de fronde, que puede hallarse en distintos grupos vegetales. Posteriormente, en el año 1866 se hallaron tallos petrificados que se denominaron *Lyginopteris oldhamia;* luego los pecíolos, *Rhachiopteris*, raíz. *Kaloxylon* y finalmente las semillas, que se denominaron *Lagenostoma.* Nunca se han hallado estos cinco órganos en conexión orgánica en un solo individuo, pero sí de a pares; *Sphenopteris hoeninghausi* se halló conectada a *Lyginopteris, Lagenostoma* también con *Lyginopteris*, al igual que *Kaloxylon* y *Rhachyopteris.* Entonces, en base a estas conexiones orgánicas parciales se ha llegado a reconstruir el vegetal casi íntegro. Los nombres genéricos persisten, y se utilizan para los órganos sueltos.

Veamos ahora la significación de los géneros en Paleobotánica. Existen dos tipos de géneros: el morfogénero y el organogénero. Cuando se describe un género que puede incluirse dentro de un sistema de clasificación natural, o sea en una familia y un orden, el mismo se denomina organogénero. Cuando el género no puede ser ubicado dentro de una categoría taxonómica superior (familia) es un morfogénero. En el caso de *Sphenopteris hoeninghausi*, el morfogénero *Sphenopteris*, como tal, puede ser un helecho o una gimnosperma. Es por ello que entre los varios nombres genéricos de esta planta se ha opado por usar como nombre válido el de *Lyginopteris oldhamia* (segundo en antigüedad), porque *Sphenopteris* sigue siendo un morfogénero mientras que *Lyginopteris* es ya un organogénero, perfectamente ubicado dentro de la familia Lyginopteridaceae del orden Pteridospermales.

Una de las tareas más importantes del Paleobotánico, es tratar de relacionar las diferentes partes de una misma planta. Esta relación se efectúa de dos maneras: cuando existe conexión orgánica entre dos o más órganos o bien mediante repetida asociación de los órganos dispersos en diferentes localidades; esta segunda manera de relacionar órganos no es tan certera como la primera. Pero, en muchos casos, existen evidencias suplementarias, surgidas de similitud estructural entre los órganos, como por ejemplo, la estructura cuticular de fructificaciones y hojas; cuando se dispone de dicha información suplementaria, existe ya un margen mayor de seguridad. En el texto, se hallarán numerosas citas de relación de diferentes órganos ya sea por asociación repetida o por conexión orgánica.

THALLOPHYTA

En esta Super-División se incluyen organismos vegetales en los cuales aún no hay diferenciación en raíz, tallo y hojas. En el Reino Vegetal, las Talofitas son importantes por el elevado número de representantes y la gran diversidad en cuanto a tipos morfológicos y condiciones ecológicas de existencia. Pueden ser plantas acuáticas, ya sea de agua dulce o salobre, plantas terrestres, en los más diversos ambientes, incluso habitantes de otros organismos de las más variadas maneras. Desde un punto de vista paleobotánico, sólo algunas tienen importancia (Diatomeas, Dinoflagelados, Silicoflagelados, etc.). En su amplia mayoría no presentan partes duras o tejidos resistentes, y no pueden llegar a fosilizarse, salvo en condiciones sumamente excepcionales.

Se denominan Talofitas porque presentan un talo, que puede ser una simple agrupación de células sin formar conjuntos con función especializada, o bien pueden ser unicelulares donde una célula cumple con todas las funciones vitales del organismo. Todos los organismos más inferiores del Reino Vegetal están ubicados en las Talofitas. Las formas más primitivas, carecen incluso de un núcleo organizado. La reproducción es simple, por división celular o bipartición asexual, por medio de esporos, o sexual, por medio de gametas masculinas y femeninas. En la mayoría de las talofitas aparece la alternancia de generaciones (iso o heteromórfica), aunque la misma es preferentemente isosomática, o sea que los individuos haplonte y diplonte presentan un cuerpo con la misma forma.

División BACTERIOPHYTA

Reúne los organismos más simples. Los bacterios (como vulgarmente se denominan) son organismos constituidos por una célula imperfecta, desprovista en general de clorofila y otros pigmentos, lo que no permite la asimilación directa de carbono y anhídrido carbónico. El talo del bacterio es una célula generalmente incolora, y sus esporos o formas de resistencia son endógenos (es decir que se forman dentro de la célula); no poseen núcleo organizado pero en su protoplasma hay un área con filamentos de material hereditario (DNA). No se conocen cromosomas, pueden tener flagelos plasmáticos y son activos agentes

de descomposición y putrefacción por medio de enzimas, multiplicándose con inusitada rapidez por bipartición celular; la reproducción sexual se conoce en muy pocos casos. En condiciones adversas, los bacterios forman esporos que en momentos favorables germinan y dan un nuevo individuo. Pueden ser esféricos, en cuyo caso el sufijo del nombre genérico es *coccos*, baculares denominadas como *bacillus* o pueden tener forma de tirabuzón (el caso de las espiroquetas). Viven prácticamente en todos los ambientes.

Al estado fósil, los bacterios fueron descubiertos ya para el Paleozoico. Los argumentos que indican su presencia son poco convincentes para muchos autores. Se trata de formas microscópicas, semejando bacilos, ubicadas dentro de contenidos celulares fosilizados (carbonizados). Bacilos del mismo tipo se infieren para el Precámbrico. Desde luego que los bacterios han debido existir en el pasado geológico, porque gracias a su acción se forman muchos hidrocarburos, fosfatos sedimentarios, ciertos minerales de hierro, calcáreos, azufre, etcétera.

División CYANOPHYTA

Son algas uni o pluricelulares, filamentosas, de color verde azulado hasta rojizo (por los pigmentos clorofila, carotenos, ficocianina y ficoeritrina que contienen), autótrofas, generalmente pequeñas y sin núcleo organizado ni cromatóforos, vacuolos o membrana de secreción. Poseen dentro de la célula un aparato cromidial granulado, filamentoso, con ácido ribonucleico, que cumple con las funciones de núcleo; pero este aparato, durante la división celular se mantiene pasivo sin formar cromosomas. Sin embargo, en algunas especies, antes de formarse el septo transversal de las células, el cuerpo central constituido por sustancias de reserva y cromatina, comienza a dividirse disponiéndose en forma de hilos que luego se dividen transversalmente. Se multiplican por división simple o esquizogénesis (mitótica). De allí el nombre de Esquizofitas que se utiliza también para designar a las Cianofíceas y los Bacterios.

Viven en ambientes muy diferentes, a menudo formando masas gelatinosas. Generalmente estas algas son las primeras formas colonizantes de un nuevo habitat. Al estado fósil se las conoce desde el Precámbrico. Las Cianofíceas, frecuentemente cumplen con una función perforante (penetran en conchillas), incrustante (precipitan calcáreo, por la descomposición del bicarbonato de calcio en el agua, con fines

de absorber anhídrido carbónico) y cariante (es decir, forman verdaderas caries en las rocas en que se fijan). Al estado fósil, existen numerosas concreciones calcáreas que presentan ciertos esbozos de una probable actividad orgánica. Estos esbozos son simples laminillas calcáreas, generalmente concéntricas, regularmente distribuidas, que se apilan una sobre otra; se sospecha que estas laminillas calcáreas son el producto de la actividad de las cianofíceas (Lám. III, fig. 2). Estas rocas se denominan *estromatolitos*. Este tipo de formación calcárea ha sido estudiado en Australia en algas recientes. Existen varias formas de concreciones a las que se denomina genéricamente; por ejemplo, *Cryptozoon*, son grandes concreciones discoidales con una estructura marcadamente concéntrica; *Collenia*, es otro estromatolito formado por láminas calcáreas irregulares, plegadas, que sobresalen formando domos. Se hallan en todas las épocas geológicas y se conocen en sedimentos marinos y continentales.

Existen otros géneros de Cianofíceas fósiles como *Girvanella* (conocido desde el Cámbrico) que forma oolitos y pisolitos con masas de estas algas filamentosas cuyos talos estaban incrustados de carbonato de calcio. *Sphaerocodium*, son nódulos calcáreos de varios centímetros de diámetro, que se hallan en el Paleozoico y Mesozoico, formando a veces tubos retorcidos, análogos al género viviente *Codium*. Para algunos autores, estos nódulos están formados por diferentes algas, inclusive por *Girvanella*.

División PYRROPHYTA

Son organismos planctónicos, unicelulares, con verdaderos núcleos, raramente pluricelulares, y que poseen uno o más flagelos locomotores. Tienen plastos clorofílicos y pigmentos. Reproducción sexual por aplanogametas, gametas móviles desnudas o por aproximación de 2 células. Probablemente existían ya en el Cámbrico, pero se los conoce bien recién desde el Paleozoico Medio. Se caracterizan por ser desnudos y por presentar una teca rígida que puede ser calcárea, silícea, quitinosa o celulósica.

La clase Dinophyceae, entre las que están las Peridinales (= Dinoflagelados y sus quistes, los Histricosféridos) son organismos unicelulares, coloniales, hasta filamentosos. Los unicelulares presentan en general una caparazón o teca de naturaleza celulósica. Esta caparazón se compone de dos mitades, la epi y la hipoteca, separadas por un cín-

gulo ecuatorial. La epiteca suele presentar un cuerno apical mientras que la hipoteca puede presentar dos cuernos antiapicales. Toda la teca está compuesta de placas, entre las cuales existe una abertura. Encierran quistes subesféricos, también de naturaleza celulósica.

Con el advenimiento de la Palinología, se ha desarrollado al mismo tiempo el estudio de estos microorganismos planctónicos que frecuentemente son hallados en sedimentos marinos junto a los granos de polen y los esporos.

En los trabajos modernos de Evitt (1961) y Davey, Downie, Sarjeant y Williams (1966) se ha precisado la morfología de las formas fósiles, que son referidas casi todas a quistes de los individuos móviles. Estos quistes son fundamentalmente de dos tipos morfológicos: 1) los que se parecen por su forma a los individuos móviles (Dinoflagelados) y 2) los que corresponden a cuerpos subesféricos que llevan proyecciones radiales de diferente magnitud (Histricosféridos). El primer tipo de quiste se llama *proximal*, formado cerca de las placas originales del individuo, y el segundo, se denomina *corado*. En formas vivientes, ya se ha observado el segundo tipo, aunque en pocos casos.

Son caracteres morfológicos de valor sistemático las aperturas de los quistes, denominadas *arqueopilo*, que pueden ubicarse en distintas partes de la epiteca; así tenemos arqueopilos apicales, precingulares e intercalares. En los individuos fósiles, se recomienda utilizar los términos *epitracto* e *hipotracto*, en vez de epi e hipoteca, respectivamente. Las placas originales del individuo pueden quedar marcadas en las formas de quistes proximales: esta tabulación reflejada tiene asimismo valor sistemático, por el número y disposición de las placas. Se reconocen placas apicales, intercalares, precingulares, postcingulares, cingulares, intercalares posteriores y antiapicales.

En el caso de los quistes corados (Histricosféridos), suelen reconocerse sus aperturas y los cíngulos. La tabulación reflejada se puede a veces deducir por la disposición de los apéndices radiales que sostenían las placas originales del individuo.

Existen numerosos géneros de quistes de Dinoflagelados ya a partir del Paleozoico. Tienen distribución ecuménica y son útiles en estratigrafía y paleoecología.

Para el Mesozoico Superior y el Terciario de Argentina y Chile se han citado varios géneros: *Deflandrea* (Lám. II, fig. 2), *Hystrichosphaera* (Lám. II, fig. 1), *Hystrichosphaeridium* y *Cordosphaeridium* entre otros (Menéndez, 1965, Cookson y Cranwell, 1967).

Existen otros microorganismos que en parte pueden representar quistes de dinoflagelados o grupos afines, pero que por ahora no pueden ser clasificados con seguridad. Los mismos, se están clasificando en taxones de rango genérico y específico, pero se agrupan en categorías mayores artificiales que están reunidas en el grupo de los Acritarcos.

División CHRYSOPHYTA

Comprende a las clases Xantophyceae (Heterokontae), Chrysophyceae y Bacillariophyceae.

En la clase Chrisophyceae se destacan los Silicoflagelados, que poseen un esqueleto silíceo; el individuo vive dentro del mismo y tiene un solo flagelo. Son marinos. *Dictyocha* es el género más común (fig. 2). Frenguelli (1938) describió un nuevo género, *Clathrium*, para Chile y Bolivia. Suelen estar presentes en los fangos de diatomeas junto a éstas y a Radiolarios.

Los Coccolitofóridos, también dentro de las Chrysophyceae, se conocen desde el Cámbrico. Poseen una teca formada por revestimiento de placas calcáreas (coccolitos) de distinta forma (ovaladas, circulares, etc.).

La clase de las Bacillariophyceae o las Diatomeas corresponde a algas unicelulares que se caracterizan por presentar una cubierta silícea o frústulo, compuesta por dos mitades o valvas. En vista valvar, se aprecian las estrías, los nódulos, el rafe y el área; lateralmente se observa el conectivo, que es la línea de separación de ambas valvas. Las Diatomeas son *Céntricas* (Lám. II, fig. 3) o *Pennadas* (Lám. II, fig. 4) (Fig. 3), según su simetría radial o bilateral. Hay numerosos géneros vivientes, y todos los fósiles están relacionados a ellos. No son organismos útiles en estratigrafía, pero en cambio son buenos indicadores de ciertos ambientes con temperatura y salinidad de agua determinadas. Las primeras Diatomeas se conocen a partir del Jurásico Inferior, pero es recién en el Cretácico Superior que aparecen con profusión y su acmé se registra en el Mioceno; luego declinaron y vuelven a dominar en el Cuartario. Las Diatomeas viven tanto en aguas marinas como continentales (inclusive en fangos). Han sido formadoras de rocas organógenas, la diatomita, por concentración de los frústulos en los fondos de cuenca.

En Argentina, se han desarrollado numerosas investigaciones sobre Diatomeas (también extendidas a otros países sudamericanos, especialmente Chile) por Joaquín Frenguelli. Este especialista ha publicado varias decenas de trabajos con descripciones de Diatomeas vivientes y fósiles. Es autor de un Cursillo sobre Diatomeas (1935), trabajo que se recomienda consultar para profundizar los conocimientos de este grupo.

División CHLOROPHYTA

Son algas uni a pluricelulares, coloniales, cenobiales, filamentosas ramificadas, a veces masivas, generalmente de agua dulce pero también marinas. Tienen clorofila, carotenes, y xantofila en plastidos. Su reproducción asexual es por medio de zoosporos flagelados de igual longitud, esporos antosporos a cinetos, etc.; la reproducción sexual es por medio de gametas que conjugadas dan una cigota. Al estado fósil se conocen desde el Ordovícico. Interesan fundamentalmente dos familias:

BOTRYOCOCCACEAE; son algas microscópicas que viven fusionadas en una colonia por medio de una materia gelósica, y que son constituyentes importantes del carbón de algas o *boghead*. En la actualidad se las encuentra en el fango del sapropel en el fondo de cuencas. Los géneros más importantes, constitutivos de algunos carbones paleozoicos son *Pila* (en forma de coliflor) y *Reinschia* (en forma globosa) (Fig. 5). Suelen hallarse asimismo en sedimentos carbonosos más modernos.

DASYCLADACEAE; también llamadas Sifonales verticiladas, son algas pequeñas, de estructura continua. El talo tiene forma de tallito cuya membrana externa está gelificada con propiedad de fijar carbonato de calcio. Estos restos nos llegan al estado fósil. La calcificación (y el crecimiento individual) se interrumpe intermitentemente; por ello se forman angostamientos regulares que le dan al talo un aspecto articulado. Estos restos suelen ser muy frecuentes en sedimentos marinos y se conocen desde el Ordovícico. Las ramificaciones que se emiten, son verticiladas. En los representantes actuales, las fructificaciones suelen estar entre esas ramificaciones o bien en sus extremos. Se fijan al suelo por rizoides. Los esporos son aplanados (aplanosporos) y dan gametos. Las formas fósiles se presume que eran endosporadas.

Han sido muy abundantes en el Triásico, con los géneros *Gyroporella* y *Diplopora* entre otros.

División RHODOPHYTA

Presentan clorofila, "ficoeritrina" y ficocianina": se las denomina también Algas Rojas. Generalmente son marinas y fijas. Hay pocas que son unicelulares. El talo está formado por filamentos ramificados dicotoma o pinnadamente, o bien puede ser acintado, a veces de aspecto foliáceo. Algunas Rodofíceas, dentro de las membranas celulares y alrededor de ellas presentan corbonato de calcio. Se caracterizan por la reproducción ya que tanto los esporos asexuales como los gametos son inmóviles.

Se conocen a partir del Ordovícico y a menudo están unidas biocenóticamente con los corales en los arrecifes. El talo, cuando calcificado, está formado por una densa red de pequeñas células fusionadas, que constituyen un conjunto masivo, de aspecto a menudo cerebroide.

La familia SOLENOPORACEAE reúne géneros exclusivamente fósiles, que vivieron desde el Silúrico hasta el Cretácico Superior. Se ha podido estudiar la estructura microscópica de los talos, formados por células que alcanzan a medir más de 100 micrones de diámetro. Superficialmente, las Solenoporáceas no ofrecen características distintivas.

La familia CORALLINACEAE que vive actualmente, apareció durante el Cretácico. Las células de los talos son más pequeñas y se conocen los aparatos reproductores (esporangios) que se hallan agrupados en cavidades del talo que se llaman conceptáculos. El aspecto general de las Coralináceas es de masas cerebroides, a veces con prolongaciones. Son importantes en la constitución de ciertas rocas calcáreas organógenas. La estructura anatómica de los talos, al igual que en la familia anterior y todas las algas incrustantes de este grupo, presenta un hipotalo (que forma una serie de estratos celulares paralelos al substrato) y un peritalo (zona donde las hileras de células del hipotalo se arquean y se tornan verticales). En el peritalo suelen hallarse los conceptáculos. *Lithotamnium* (Lám. III, fig. 1) es uno de los géneros más representativos: posee conceptáculos grandes. Es elemento importante en los arrecifes y se conoce desde el Paleoceno hasta la actualidad.

División CHAROPHYTA

Son algas más superiores que poseen clorofila alfa y beta, membrana celulósica y almidón. Forman praderas sumergidas y son bentónicas. Se conocen ya desde el Devónico. El talo presenta nudos y entrenudos y está ramificado en verticilos. Suelen fijarse en un substrato blando, arenoso o fangoso. La reproducción vegetativa es muy variada. La reproducción sexual es por oogonios que se hallan envueltos helicoidalmente por filamentos en forma de tubos, y por los anterozoides que están contenidos en filamentos anteridiales, en series filamentosas en el interior de una esfera hueca. El aparato femenino, la ovoyema se compone de un oognio con una sola oosfera, rodeada por cinco filamentos dispuestos helicoidalmente. Estos filamentos, en el ápice forman una corona por cuya hendidura penetran los espermatozoides. La membrana de los tubos espirales suele incrustarse de carbonato de calcio. Los rizoides están más diferenciados que en el resto de las algas. Los talos tienen crecimiento apical ilimitado y sus pequeñas hojas son comparables a las de algunos musgos. Al estado fósil, ha numerosos restos de Carofitas en sedimenos Cenozoicos, Mesozoicos aún Paleozoicos. La parte de la planta que es más apta para la preservación como fósil es el oogonio, fuertemente incrustado de calci (Fig. 4). Como son plantas que viven en ambientes acuáticos de poc profundidad, desde ya tienen la ventaja de estar sumergidas en u medio apto para la fosilización. El autor sueco H. af Rantzien h contribuido notablemente al estudio de los oogonios fósiles, habiend descripto materiales para América del Sur. Los oogonios que se halla en el Paleozoico, difieren marcadamente de los actuales. En el géner *Trochyliscus*, (Devónico) las espiras helicoidales que rodean a las ov células lo hacen en un sentido inverso. Otros géneros, no presenta helicoide de ninguna naturaleza.

División PHAEOPHYTA

Son algas pardas, generalmente marinas y multicelulares. Su colo ración se debe a la fucoxantina; además los cromatóforos poseen clor fila a y b (?). Se reproducen asexualmente o sexualmente (Dicty tales y Fucales). El talo puede alcanzar hasta 100 metros. Viven co preferencia en mares de agua fría. Algunas formas poseen una marca

da diferenciación en su cuerpo: rizoide, cauloide y filoide (además de flotadores). Frecuentemente el crecimiento apical es parenquimático, y diferenciado más tarde en epidermis, corteza, médula, a veces con tubos cribosos, y una zona similar al cambium (Laminariales). Algunas muestran talos dicotómicamente ramificados, carácter que se considera avanzado (Fucales, Dictyotales).

La documetación paleobotánica sobre esta importante división es muy magra.

División FUNGI

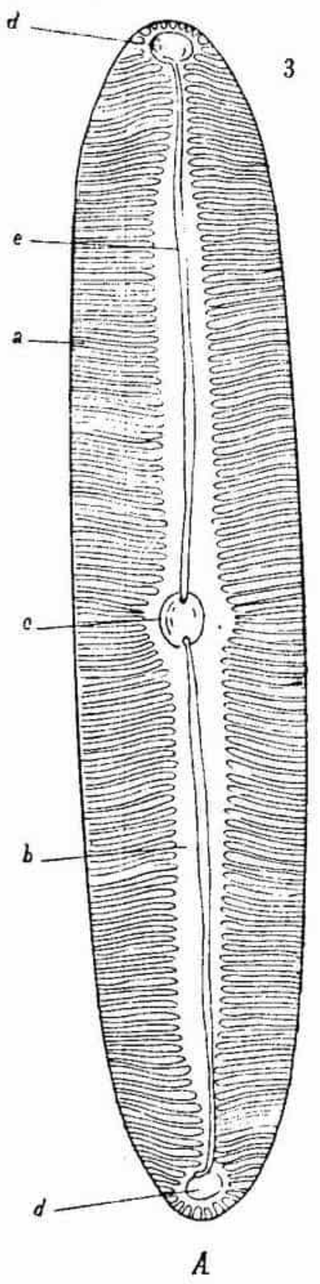
Los hongos son organismos no aptos para la fosilización en su gran mayoría, dado que no suelen presentar partes resistentes (a excepción de los esporos). Dentro de los Basiodiomicetes, hay formas llamadas leñosas, que viven sobre las cortezas de los árboles. Algunos de estos hongos se han conservado al estado fósil, aunque son casos excepcionales, como *Phellinites degiustoi* del Jurásico de Santa Cruz (Lám. III, fig. 3).

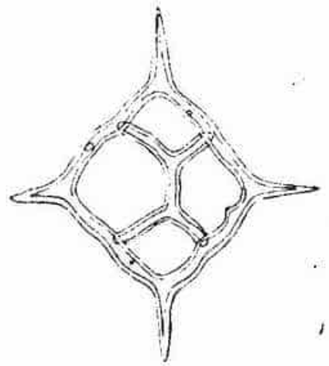
Ciertos Ascomycetes, presentan un aparato vegetativo llamado estroma (de forma alargada o circular) con una o varias partes fructíferas que son receptáculos de los ascosporos; dichos estromas presentan paredes celulares definidas de origen celulósico (celulosa fúngica). Suelen vivir sobre hojas de plantas superiores, y son buenos indicadores de la temperatura y humedad. En Argentina se han descripto algunos representantes del Orden Microtyriales para el Cretácico Inferior de Santa Cruz (Martínez, 1968). Los mismos han sido hallados sobre cutículas de hojas o bien dispersos en los sedimentos. *Microtyriacites baqueroensis* Mart., es un representante de la familia Micro-

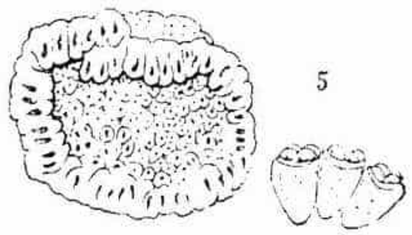
---

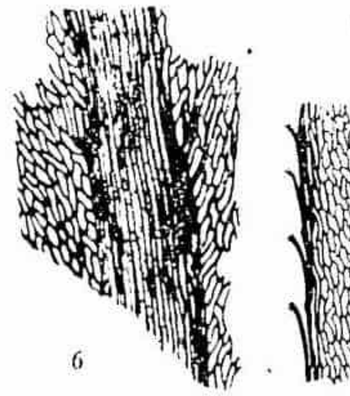
LEYENDA DE LAS FIGURAS 2-6

Figs. 2-6. — 2. *Dictyocha fibula*, viviente. ca. 350 aumentos (de Frenguelli, 1940) ; 3, *Pinnularia viridis*, viviente. Esquemas de vistas valvar y conectival. A : valva ; B : conectivo (zona) : *a*, estrías ; *b*, área ; *c*, nódulo central ; *d*, nódulos terminales ; *e*, rafe. (De Frenguelli, 1935) ; 4. *Praechara cotua* (Peck). Jurásico de U.S.A. 40 aumentos : *a*, vista lateral ; *b* : vista apical. (Adaptado de Peck, 1958) ; 5, *Reinschia australis* Bertr. et Ren. Pérmico de Australia. Colonia entera y un detalle de la misma (muy ampliado). (Adaptado de Bertrand y Renault, 1893, según Emberger 1944) ; 6, *Intia vermicularis* Neub. Pérmico de Angara. ca. 50 aumentos. Detalle de porciones de epidermis foliar, sobre el sector medio (izquierda) y en los márgenes (derecha). (De Neuburg, 1963).









tyriaceae, mientras que *Trichopeltis reptans* Mart. y *Brefeldiellites argentina* (Lám. III, figs. 4, 5) son dos representantes de la familia Trichopeltaceae.

División LICHENES

Constituyen un grupo de plantas relativamente moderno, y no conocemos testigos fehacientes de su existencia en el pasado geológico. No conocemos la antigüedad de la simbiosis, característica de esta división.

CONSIDERACIONES FINALES

En las algas ya se alcanza la alternancia de generaciones, aunque con bastante variación. Pueden presentarse prácticamente todos los casos: soma gametofítico mayor, menor o igual que el esporofítico. La reducción cromosómica puede suceder en la zigota (*Ulothrix* de las clorofíceas p. ej.) o bien durante la formación de los esporos en el esporofito. En ciertos casos, el esporofito es notablemente mayor (*Macrocystis*) que el gametofito.

También en las algas, alcanzamos a tener ya cierta tendencia a la diferenciación de células. Así, tenemos individuos que se asemejan, aunque más no sea superficialmente a plantas superiores. Se encuentran rudimentos de venas (aunque sin elementos conductores) y diferenciación de tallo y hojas. Por lo tanto las algas en general presentan un stock bastante heterogéneo, del cual han podido aparecer los primeros vegetales que conquistaron la tierra firme. Filogenéticamente los vegetales de tierra firme con estructura primitiva, se agrupan dentro de la División *Bryophyta* que incluye a *Hepáticas* y a *Musgos* y que junto con las *Pteridophyta* se conocen como plantas *Arquegoniadas*.

DIVISION BRYOPHYTA

Se diferencian de las algas porque viven en tierra, cortezas, en ambientes húmedos, excepcionalmente en agua y presentan ya una *diferenciación rudimentaria en tallitos y hojas*, pero aún con fijación por medio de rizoides. Tienen clorofila y poseen una membrana celulósica que regula el intercambio hídrico con la atmósfera por medio de orificios semejantes a estomas primitivos. Estas plantas aunque han desarrollado un hábito terrestre, presentan todavía todas las características de *Talófitas* acuáticas. Los procesos de reproducción sexual en el gametofito están ligados a humedad y agua. La diseminación de los esporos se produce sin embargo por el viento, y éstos son el producto del esporofito.

Las Briofitas tienen en parte un sistema conductor rudimentario; en los tallitos de ciertos musgos hay un haz central que consiste en células más alargadas pero aún sin engrosamientos y sin diferenciación. En las hojitas también hay rudimentos de venas.

Las formas más primitivas, las *Hepáticas*, son talosas, de división dicotómica (*Riccia*, p. ej.). No tienen aún hojitas, pero a diferencia de otras plantas superiores los somas desarrollados corresponden a la faz haploide del individuo, o sea al gametofito.

En las Briofitas hay una marcada alternancia de generaciones: primero, un esporo (puede haber heterosporía con respecto al sexo) germina dando un protonema masculino y otro femenino. Del protonema crece la planta que llevará los anteridios y arquegonios. El gametofito es la planta principal. Luego se produce la fecundación y sobre el gametofito crece el esporofito que produce los esporos. Hay una reducción cromosómica al formarse los esporos por tetradas.

A diferencia del resto de las plantas superiores el individuo haplonte es el más importante, mientras que el individuo diplonte es parásito de aquél; en otras palabras, el esporofito es parásito del gametofito. Puede haber también reproducción vegetativa por la formación de propágulos, cada uno de los cuales desarrolla una nueva planta.

Las Briofitas se conocen ya desde el Paleozoico: hay representantes descriptos para el Carbónico. Las Hepáticas fósiles tienen un cuerpo taloso y reciben el nombre de *Hepaticites*. Formas retoliásicas se describieron como *Ricciopsis* [1].

[1] Lundblad (1955) describió un miembro de las Marchantiales en sedimentos del Cretácico Inferior del Lago San Martín, Provincia de Santa Cruz.

Por otra parte, a los *Musgos* fósiles se les da el nombre genérico de *Muscites*. No se ha podido profundizar mucho en la sistemática de estos grupos, y por eso se les da a los restos fósiles un nombre genérico con la terminación *ites*, indicando la afinidad a las categorías superiores (orden, clase, división).

Neuburg (1961), ha descripto numerosas compresiones de musgos que encontró en una formación pérmica de Angara (Siberia) (Fig. 6); es un hallazgo poco frecuente dada la buena preservación del material. Haciendo estudios sobre la epidermis de estos musgos se pueden establecer afinidades con los actuales (Sphagnales). La idea que hasta hace poco se tenía de que las Briofitas no eran elementos importantes dentro de las asociaciones paleoflorísticas en el pasado geológico no es del todo cierta; probablemente no fueron vegetales muy aptos para fosilizar. No presentan partes duras como los vegetales superiores; es por ello que no tenemos tantos representantes fósiles. Neuburg demostró que en una localidad en donde las condiciones de fosilización para estos individuos se presentaron óptimas, existió una notable variedad de Briofitas. El trabajo de Neuburg, como el de otros autores, nos demuestra que los musgos y hepáticas son longevas, y que han sufrido muy pocas variaciones morfológicas desde el Paleozoico hasta el presente. Numerosos tipos de esporos de sedimentos mesozoicos parecen pertenecer también a estos grupos. La Palinología, asimismo, ha demostrado la presencia de esporos en sedimentos mesozoicos, similares a esporos de las especies de ciertos géneros vivientes de Briofitas.

CAMBIOS ORGANICOS APAREJADOS A LA CONQUISTA TERRESTRE

El tipo de vegetal arquegoniado es evidentemente el más primitivo, y el primero en conquistar la tierra firme. El soma diploide logra resumir tres fines biológicos de suma importancia: 1º) la multiplicación de las posibles combinaciones de carácter hereditario, dando material conspicuo para estas variaciones. 2º) oportunidad de una mayor dispersión por el aire mediante los esporos. 3º) alivio de la dependencia de una singamia repetida para un aumento numérico de individuos.

Con la conquista de la tierra se producen cambios profundos en los organismos vegetales; se perfeccionan estructuras capaces de resolver la resistencia mecánica a los agentes adversos, conducción más perfeccionada con el aumento del tamaño, defensa o regulación de la transpiración y evaporación; mayor y mejor superficie para la fotosíntesis.

Las plantas arquegoniadas aún dependen del factor agua para s
desarrollo normal. La primitiva flora terrestre muestra todos los gra
dos de variaciones en el desarrollo de estas estructuras fértiles. Al cr
cimiento del esporofito va aparejada la disminución del gametofit
llevado a la mínima expresión en las Angiospermas.

El primer paso de la evolución de los vegetales, luego de la con
quista de la tierra, es la retención del huevo en la planta madre
luego de todo el prótalo (alcanzado ya en las Fanerógamas). Para ell
se preparó el camino por medio de una diferenciación sexual de lo
esporos (heterosporía en mega y microsporos, o femeninos y masculi
nos). En este proceso el prótalo masculino va reduciéndose ya que s
función es la de producir espermatozoides solamente. El prótalo feme
nino lleva el huevo y nutre el saco embriónico, luego de la fertiliza
ción. De allí el mayor tamaño de los megasporos. En esta etapa, e
megasporo es arrojado de la planta madre, y queda librado a su propi
lucha por la vida.

Los siguientes pasos consisten en aumentar el lapso de conexión de
megasporo con la planta madre; así se llega a la formación de u
óvulo, el cual es un esporangio que retiene el megasporo, hasta que
embrión está bastante desarrollado y madura luego en una semilla
Con esto culmina el proceso evolutivo que condujo a la formación d
las plantas superiores, las Fanerógamas.

NOCIONES SOBRE LA TEORIA DEL TELOMA

Desde los comienzos de la Botánica, la descripción de los vegetales impuso la necesidad de una "ordenación" de los mismos dentro de un cuadro clasificatorio o un sistema. Son varios los sistemas de clasificación del Reino Vegetal; ellos se basan en diferentes caracteres morfológicos de las plantas. Siempre ha existido una ansiedad por lograr la composición de un sistema que se acercase lo más posible a un orden natural; en otras palabras, siempre se ha buscado un sistema que pudiera reflejar fielmente el complejamiento morfológico y anatómico de los vegetales, desde los organismos unicelulares más simples hasta los más complicados. Con el advenimiento de la teoría de la evolución los sistemas antiguos, como el linneano por ejemplo, comienzan a variar radicalmente. Así se intenta reagrupar a los vegetales en categorías taxonómicas que presenten entre sí cierto de grado de vinculación. En un principio, se buscó esta vinculación entre los grupos vivientes exclusivamente; o sea de que se realizaba una sistemática "horizontal", en un solo plano, que representaba la época actual. Con el advenimiento de la Paleobotánica, especialmente con los conocimientos que se fueron adquiriendo de la estructura anatómica de vegetales que no tenían ningún parecido a las plantas vivientes, comenzó a esbozarse la vinculación de los diferentes grupos vegetales a través del tiempo geológico; o sea que comenzó a desarrollarse una sistemática "vertical", o filogenética.

La definición de los diferentes órganos que constituyen las plantas, también comenzó a sufrir variaciones desde el momento en que, con evidencias paleobotánicas, pudo comprobarse la evolución de los mismos en una secuencia histórica. En tal sentido, el descubrimiento de los primitivos vegetales terrestres en sedimentos de antigüedad devónica, permitió establecer con certeza los tipos vegetales con morfología y estructura primarias. Siempre en el Paleozoico, se pudo comprobar la complejación y desarrollo de los diferentes órganos en distintos grupos vegetales, algunos de evolución rápida, otros de evolución lenta. Los diferentes cambios de los órganos en una secuencia histórica, permitió reconocer ciertos procesos morfológicos que eran constantes y que actuaron en distintas épocas geológicas. De esta manera, surgió la "teoría del teloma" la cual no es prioridad de ningún autor, sino que es el producto de la labor de varios investigadores, botánicos y paleobotánicos.

En 1930, W. Zimmermann publicó su Filogenia de las Plantas, sintetizando los principios de la "teoría del teloma". A partir de esa fecha, se recopilaron numerosos datos que vinieron a reforzar ciertas postulaciones hipotéticas, llenando lagunas en los conocimientos de la paleobotánica filogenética. No quiere decir esto que la "teoría del teloma" ha solucionado todos los problemas de la filogenia de los vegetales. Pero en base a ella, se ha podido construir un árbol genealógico muy razonable y mucho más natural que cualquiera de los sistemas de clasificación conocidos. La aceptación de los "procesos morfológicos elementales" de la "teoría del teloma" es prácticamente universal y autores de la talla de Florin, Tajtadzhan, Walton, Andrews, Harris, etc., han utilizado estos conceptos en repetidas oportunidades.

El rápido avance de los conceptos telomáticos se debió a varias causas. En primer lugar, la Paleobotánica daba a conocer la estructura de los primitivos vegetales terrestres, que hipotéticamente cumplían de antemano con funciones de ancestros. Había además una sugestiva coincidencia temporal, ya que todos estos tipos se ubicaban en formaciones devónicas y aún del Silúrico Superior. Con aportes de la Genética, por un lado y la Morfología Comparada, por otro, comenzaron a reconstruirse las etapas evolutivas de los distintos grupos vegetales en la escala del tiempo.

El objetivo principal de la teoría del teloma es el de vincular las plantas actuales y las fósiles por sus relaciones filogenéticas, describiendo los *procesos filogenéticos e históricos* a partir de antecesores reales (conocidos).

Como en las plantas inferiores no hay diferenciación en tallo, hojas y raíces, no se puede aplicar la terminología basada en las Angiospermas para describir esas plantas. Por ello se decidió utilizar el término *teloma* para los primitivos vegetales terrestres, deslindando con ello posibles parentescos. Un teloma equivale a la última ramificación de la parte más distal de la planta, con un sistema vascular propio. Las partes de la planta que se hallan entre ramificaciones, se denominan *mesoma*. Los telomas pueden ser fértiles (esporangio) o estériles (filoide) (Fig. 7).

Según Zimmermann, en el Reino Vegetal existe un tronco filogenético principal, el que se inicia a partir de plantas en estado unicelular hasta culminar en las Angiospermas. A distintos niveles este tronco ha emitido ramificaciones laterales. Los procesos que han guiado la formación de distintos organismos vegetales en esta línea o tronco

principal, con todas las combinaciones y formas derivadas, se denominan *procesos elementales* (o "elementos de evolución") (Fig. 8). Dichos procesos elementales, tanto en ontogenia como en la filogenia del reino vegetal *han actuado independientemente*, a veces en forma paralela.

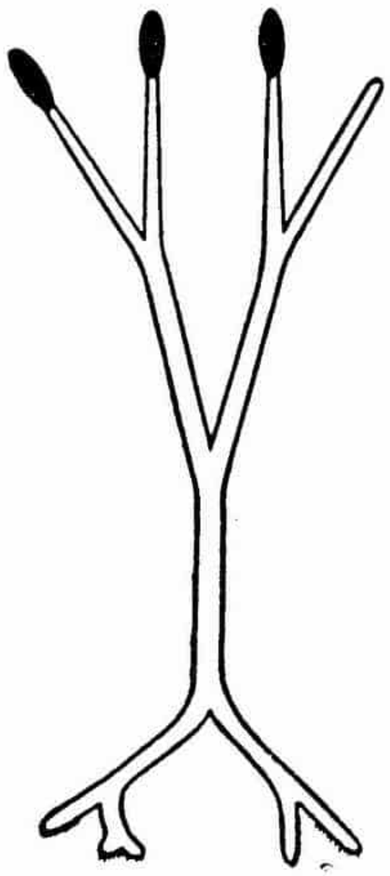


Fig. 7. — Esquema de un esporofito primitivo, mostrando en la parte superior un teloma fértil (izquierda) y un teloma parcialmente fértil (derecha), unidos por mesomas.

Se pueden distinguir dos grandes etapas en el desarrollo morfológico de los vegetales. En una primera etapa, los vegetales más primitivos alcanzan a constituirse en un teloma con sus mesomas; este aspecto es concomitante con la conquista de la tierra firme por parte de los vegetales. La segunda etapa, implica ya el desarrollo del primer teloma (o primer vegetal cormófito) desde que éste se instaló en la tierra firme, hasta culminar con las formas de vida más modernas y avanzadas.

El estado más primitivo de una planta se puede considerar como "planta-célula". La simple célula, como primer paso adquiere una polaridad *(Chlamydomonas)*. La segunda adquisición sería la de un eje

de división y un eje de crecimiento. Los procesos elementales que conducen a la formación del primer teloma son cinco:

1) Interconexión de las células, producida por: *a)* plasmas o cobertura gelatinosa que permite la formación de colonias, *b)* otro tipo de agregación, más permanente, por medio de tabiques celulares sólidos, que conducen a la formación de un filamento unicelular *(Ulothrix)*.

2) Rotación de los ejes celulares, que conduce a la formación de filamentos polisifonados, con crecimientos laterales localizados no continuos.

3) Diferenciación de una célula apical. Esta diferenciación, junto con la rotación de los ejes puede originar tipos vegetales más complejos. Puede haber rotación del eje en el tejido meristemático pero no en la célula apical *(Sphacelaria)* o puede rotar el eje de la célula apical, con lo cual resultan tres tipos vegetales distintos:

   a) tipo *Equisetum*, donde existe una oscilación rítmica de la célula apical;

   b) tipo *Lycopodium*, donde la célula apical no se diferencia de sus compañeras laterales en tamaño;

   c) tipo angiospérmico, donde se produce la localización de dos zonas meristemáticas, una externa (túnica) y una interna (corpus). Este tipo conduce a estructuras tridimensionales de desarrollo ilimitado; es el tipo más desarrollado.

   Con la combinación de estos procesos se explican las dicotomías que se forman cuando una célula apical tiene una compañera con el mismo tipo de crecimiento. Es la dicotomía isotómica.

4) Desplazamiento de las fases en la alternancia de generaciones. En este proceso juegan factores muy importantes. El estado que se considera más primitivo es el haploide, como en las Volvocales, que tiene sólo la cigota como estado diploide. Por postergación de la meiosis en las células madres de los agametos, se llega a una alternancia de generaciones isomórfica, donde el individuo haploide y el diploide son iguales. Con una nueva postergación de la meiosis en el gametangio, llegamos a tener

el tipo diploide (sólo los gametos son haploides). A partir de una isomorfía en la alternancia de generaciones, la reducción de uno de los individuos (el gametofito) nos conduce a las Pteridofitas y a las plantas superiores. Una ramificación de esta línea principal, en este momento, comprendería a las Briofitas.

5) Diferenciación de los distintos tipos de tejidos permanentes. Con este proceso, se logra que un talo tenga una estructura central que le permita cierta plasticidad y solidez. Se adquiere de tal manera un haz esclerenquimático central, rudimento de sostén y conducción, como por ejemplo en *Macrocystis*.

Con estos procesos se ha podido formar una primitiva planta terrestre que ha desarrollado su alternancia de generaciones heteromórfica y también sus telomas por geotropismo negativo. El haz esclerenquimático del último de los procesos mencionados se convierte en un cordón xilemático. Las células parenquimáticas comienzan a diferenciarse, rodeando al xilema y se transforman en un rudimento de floema, como el de *Rhynia*. Con la adquisición de una cobertura epidérmica y de una cutícula, se llega a un balance hídrico por medio de aparatos reguladores, los estomas. El cambio de los aplanosporos en esporos aéreos, también es una adaptación a una vida aérea.

De acuerdo a estos procesos, las Talófitas se han desarrollado de la siguiente manera:

1) De un tipo común, ancestral (como en *Chlamydomonas*) adquieren,
   a) hábito acuático (probablemente) marino;
   b) diferenciación de la célula en núcleo, citoplasma y cromatóforos;
   c) alternancia de generaciones, derivada del tipo haploide (con meiosis originalmente en la cigota);
   d) movimiento por flagelos;
2) Las células se conectaron mediante tabiques celulares compartidos, formados por división celular (proceso 1);
3) División de trabajo con el contraste entre las células meristemáticas apicales y células que forman el tejido permanente. Con rotación de los ejes celulares en células apicales se produjo un punto de crecimiento tridimensional que condujo a la formación de un teloma (procesos 2 y 3);

4) Por división rítmica de la célula apical, el teloma se bifurcó isotómicamente;
5) Por postergación de la meiosis en los esporangios, resultó una alternancia isomórfica de generaciones (proceso 4);
6) Un haz esclerenquimático central, le dio plasticidad al teloma (proceso 5).

Estos procesos actuaron independientemente y en múltiples combinaciones que aún hoy existen; es sugestivo que los tipos más primitivos (estado unicelular y filamentoso) dominan en las etapas ontogenéticamente jóvenes.

Desde este momento, formación del primer teloma, el desarrollo es otro. Mientras las Talófitas al no cambiar de habitat permanecen iguales, las plantas que se lanzaron a la conquista de la superficie firme sufren ulteriores modificaciones. Aceptamos a *Rhynia* como el primitivo tipo que conquistó la tierra. Si bien, geológicamente se conocen vegetales algo más antiguos que *Rhynia*, este género sigue siendo morfológicamente y estructuralmente el arquetipo de vegetal terrestre más primitivo.

Es posible reconstruir tres líneas de desarrollo a partir del vegetal más primitivo. La primera conduce a las Lycopsidas, que se caracterizan por ser microfilas, con esporangios axilares y por la presencia de actinostela. La segunda nos conduce a las Sfénopsidas que se caracterizan por una artrostela, hojas del tamaño reducido, verticiladas, y esporangios ubicados en esporangióforos. La tercera, es la que conduce a la macrofilia, con variados tipos de hojas pinnadas (tanto en la parte vegetativa como en la fértil) y la adquisición de una estela más avanzada (dictiostela, etc.). Esta línea se denomina Pteropsida, e incluye a los helechos, Gimnospermas y Angiospermas.

Estos tres tipos tienen, en las adyacencias de *Rhynia* (en cuanto a tiempo) representantes intermedios. En el caso de las Licópsidas, serían las Protolepidodendrales; en el caso de las Sfenópsidas, encontramos a las Hyeniales y en el caso de las Pterópsidas, están las Protopteridales. Todos estos tipos se desarrollaron en el Período Devónico. A diferencia de las Psilofitales, los otros tres tipos tienen actualmente representantes, aunque sólo el tipo de las Pterópsidas es el que dominó siempre en las asociaciones paleoflorísticas. Todos estos tipos, que suelen agruparse dentro de la categoría Cormophyta (opuesta a Tallophyta), sufrieron y sufren modificaciones por medio de procesos ele-

mentales, morfológicos y anatómicos. Según Zimmermann, estos procesos elementales serían los siguientes (Fig. 8):

1) *Overtopping* (o sobreencumbramiento); en una dicotomía perfecta, una rama se desarrolla más que la otra. Este proceso produce en los tallos el contraste de las ramas y las hojas, y por otra parte, en éstas produce el contraste de los ráquises, venación y pínnulas.

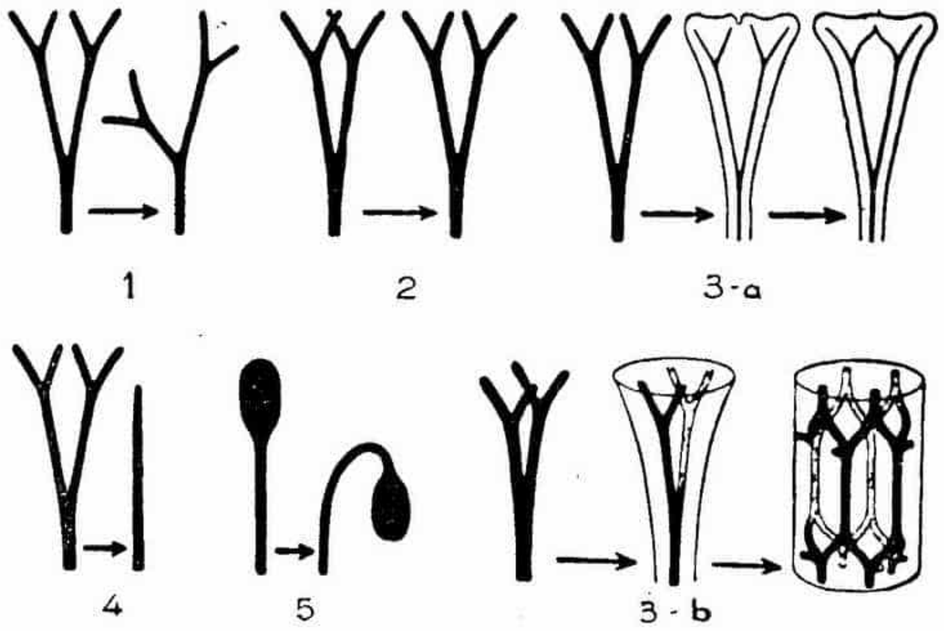


Fig. 8. — Procesos telomáticos elementales. 1: sobreencumbramiento ("overtopping") 2: planación; 3: singénesis en hojas (a), y caules (b); 4: reducción; 5: incurvación

2) *Planación;* ubicación en un solo plano de estructuras que se hallaban ubicadas en diferentes planos. Es importante para entender la formación de las hojas.
3) *Singénesis;* consiste en la conexión de los telomas o de los mesomas, por medio de parénquima o bien por medio de las estelas. En cuanto a estelas, las singénesis presenta cuatro variantes fundamentales: *a)* la de simple relleno parenquimático *(Selaginella)*; *b)* la de anastomosis que conduce a polistelas y eustelas; *c)* una singénesis radial que nos lleva a una actinostela y *d)* una singénesis tangencial que nos conduce a la sifonostela.
4) *Reducción;* consiste en una reducción en el tamaño de los telomas o bien conduce a la supresión de los mismos.
5) *Incurvación;* consiste en el crecimiento desigual del tejido en dos flancos opuestos de un órgano, con lo cual el mismo se curva.

6) *Diferenciación longitudinal;* consiste en la diferenciación de órganos que se modifican en un mismo eje (un órgano determinado, por ejemplo las hojas, pueden adquirir distinta forma en un mismo eje o rama).

Estos procesos elementales se han dado en los diferentes órganos de las plantas, tanto en hojas, como en tallos o fructificaciones. Serán aplicados en repetidas oportunidades para explicar la formación de estructuras fósiles o actuales y también servirán de base para relacionar distintos taxa que tienen antecesores comunes (como por ejemplo en el caso de las Cordaitales y Coníferas).

Con la presente teoría, el estudio sistemático de los vegetales fósiles (y aún vivientes) adquiere una nueva dimensión, ya que no se reduce solamente a una descripción fría de un organismo dado, sino que permite buscar relaciones filogenéticas poniendo en juego los probables cambios morfológicos que se operaron y por los cuales surgieron las formas en estudio. El rol de la Paleobotánica moderna, consiste especialmente en la búsqueda de los tipos morfológicos para ubicarlo en relación con otros más o menos afines, demostrando cuáles son los cambios producidos en los distintos órganos a través del tiempo.

DIVISION PTERIDOPHYTA

Este grupo de vegetales, también conocido con el nombre de Criptógamas Vasculares, presenta estructuras más evolucionadas que en las Bryophyta. Ambos grupos suelen reunirse bajo la denominación de plantas Arquegoniadas, pues desarrollan órganos especiales para la reproducción sexual, llamados anteridios y arquegonios. Aunque la antigüedad geológica de ambas divisiones se remonta al Paleozoico, las Pteridophyta se han desarrollado y diversificado notoriamente, a tal punto que muchos representantes vivientes son totalmente distintos a los que integraron los primeros eslabones de la cadena. Tal desarrollo podemos asignarlo al cambio de las funciones somáticas en el ciclo hoffmeisteriano (alternancia de generaciones). Mientras que en las Bryophyta el soma esporofítico del individuo fue y es prácticamente parásito del soma gametofítico, en las Pteridophyta esta situación se invierte. Se desarrolla un esporofito grande (en relación al gametofito) que protege los elementos sexuales vitales (que directamente entran en conjugación) con mayor éxito. Este carácter se perfecciona y se desarrolla aún más en los vegetales superiores, las Gimnospermas y ulteriormente en las Angiospermas.

Este cambio origina una paulatina transformación del soma esporofítico que se perfecciona y desarrolla numerosas estructuras de adaptación, conquistando prácticamente todos los nichos ecológicos que ofrece la superficie terrestre.

En las Pteridophyta se produce una diferenciación en tallo, raíz y hojas. La parte aérea de la planta se cubre de una membrana celulósica con orificios reguladores del balance hídrico (aparatos estomáticos). Los haces conductores de la savia se diferencian en floema y xilema o tejido criboso y leñoso, respectivamente. Excepcionalmente, algunas Pteridophyta presentan vasos. Se adquiere el hábito arbustivo y aún arborescente, mediante una actividad meristemática cambial de continuo crecimiento secundario en espesor (y la posibilidad de ganar altura). Este crecimiento secundario en espesor, aunque fue importante en algunos grupos fósiles, en los representantes actuales está muy reducido o es prácticamente nulo. Las estructuras esporíferas (esporangios) simples o agrupadas, llegan a disponerse sobre ramas u hojas modificadas (esporofilos). Los esporos pueden ser de un tamaño parejo (isosporía) o bien de dos tamaños marcadamente diferentes (heterosporía). Los esporos más grandes (megasporos) tienen así una mayor cantidad de sustancias de reserva, para mantener por más tiempo al embrión que se desarrolla en ellos luego de la fecundación.

Las Pteridophyta representan un grupo de marcada heterogeneidad. Las estructuras, tanto aéreas como subterráneas, se diversifican de tal manera a través de su historia geológica, que prácticamente cubrieron todas las posibilidades morfológicas que ostentan actualmente los vegetales más evolucionados:

1) en talla, desde pequeñas hierbas hasta gigantescos árboles, simples a profusamente ramificados;
2) en el sistema de conducción, desde los primitivos elementos libero-leñosos en los que no estaban bien diferenciados los componentes, hasta llegar a la posesión de vasos;
3) en las estelas, desde la primitiva protostela psilofitoide hasta tipos estelares múltiples y complejos (polistelas);
4) en las hojas (capacidad de fotosíntesis) desde simples excrescencias sin sistema vascular (las que podían incluso faltar) hasta limbos con un complicado sistema de venación reticulada (como en las Dipteridáceas);
5) desde las estructuras esporíferas simples hasta las más complejas, con esporangios agrupados en verdaderos estróbilos o soros, con distintos tipos secundarios de protección y sostén;
6) desde la isosporía a la heterosporía;
7) desde megasporos desnudos hasta la adquisición de una estructura tegumentaria (Lepidocarpáceas).

Ecológicamente, las Pteridophyta han conquistado una gran variedad de nichos. Pueden ser acuáticas, terrestres y aún epifitas; pueden vivir en distintos tipos de suelos y en climas tanto áridos como húmedos, fríos o cálidos, pasando por todos los tipos intermedios. Esta plasticidad etológica y la potencialidad para desarrollar distintas estructuras adaptativas, han mediado, a no dudar, en la perpetuación de las Pterodiphyta a partir de sus representantes más antiguos, localizados en el Período Devónico, sobreviviendo a los grandes cambios que eliminaron numerosos grupos vegetales de organización superior.

Las Pteridophyta se subdividen en las siguientes clases:

1) Psilophytopsida, extinguidas, exclusivas del Devónico;
2) Lycopsida, primeros representantes en el Período Devónico, acmé en el Carbónico-Pérmico, persistiendo en la actualidad con pocos géneros y especies;

3) Psilotopsida, únicamente actuales;
4) Sphenopsida (Articulatae), primeros representantes en el Período Devónico, acmé en el Carbónico-Pérmico, persistiendo en la actualidad con un único género *(Equisetum)*;
5) Filicopsida (Pteropsida en parte), primeros representantes en el Período Devónico; importantes en los demás períodos geológicos y en la flora actual.

Clase **PSILOPHYTOPSIDA** (Psilopsida) [1]

Incluye vegetales extinguidos, exclusivamente paleozoicos. Se reconocen dos órdenes: Rhyniales y Psilophytales.

Los vegetales agrupados en esta clase son morfológica y anatómicamente simples, de talla reducida (herbáceos). Los tallos y los rizomas están dicotómicamente divididos. No poseen verdaderas hojas (ya que las reducidas excrescencias espinosas o escuamiformes no tienen venas) y los esporangios suelen ser simples, terminales sobre las ramas, con esporos de un mismo tamaño (isosporados). Anatómicamente, los tallos presentan un cordón vascular central que puede ser protostélico *(Rhynia)*, o actinostélico, con o sin médula incipiente (*Asteroxylon, Thursophyton)*. Las traquéidas poseen un engrosamiento rudimentario (son anulares o espiraladas). No hay crecimiento secundario en espesor y el leño es exclusivamente primario, con diferenciación o no en proto y metaxilema. El floema es rudimentario, compuesto por células parenquimáticas alargadas y no especializadas (prosénquima). La epidermis está cubierta por una cutícula y los estomas son rudimentarios.

La importancia de este grupo radica en el valor teórico que se asigna a la estructura de los tallos y su morfología sumamente primitiva, factores que permiten considerar a estas plantas como probables ancestros de grupos más evolucionados. La antigüedad geológica, asimismo, ubica a esta clase en los albores de la vida vegetal de la superficie terrestre.

En los años 1917-1921, dos especialistas británicos, Kidston y Lang, describieron detalladamente la anatomía y morfología de pequeños vegetales petrificados por silicificación, hallados en capas terrestres del "Middle Old Red Sandstone" (Devónico) de la localidad de Rhynie, en

[1] En este capítulo seguiremos los lineamientos sistemáticos dados por Hoeg en Bourean (1967).

Escocia. La antigüedad de los mismos, y el tipo estructural muy primitivo, el más simple para un vegetal terrestre (vascular) llamó inmediatamente la atención de todos los estudiosos del Reino Vegetal. Una planta arquetipo, hasta ese entonces hipotética, había nacido! Este importante jalón permitió adquirir nuevos conocimientos y se constituyó en el punto de partida para el estudio de la evolución de los vegetales terrestres superiores.

Estos vegetales, juntamente con impresiones y compresiones de otros, morfológicamente simples, fueron agrupados en la clase Psilofitópsida. Lo escaso de material convenientemente preservado, impide tener un conocimiento estructural parejo de todos los integrantes de esta clase.

El primer orden, las Rhyniales, reúne plantas psilofitoides con tallos generalmente lisos, desprovistos de excrescencias. Comprende 5 familias: Rhyniaceae, Sciadophytaceae, Sporogonitaceae, Zosterophyllaceae y Hedeiaceae. La familia mejor caracterizada es:

RHYNIACEAE Kidston et Lang 1921: Plantas áfilas, con esporangios solitarios no achatados, en los que la dehiscencia no se produce siguiendo el margen distal.

Rhynia Kidston y Lang. 1917. Plantas herbáceas, áfilas, con tallos dicotómicamente ramificados y esporangios simples, terminales, cilíndricos, sin columela, con esporos isosporados. Parte subterránea (rizoma) rastrera, estructuralmente igual a la parte aérea, llevando pequeños rizoides.

Tallos protostélicos con un cordón xilemático central primario, sin diferenciación entre proto y metaxilema. Floema rudimentario, rodeando el cilindro vascular, compuesto de células prosenquimáticas de membranas delicadas. Corteza parenquimática, diferenciada en una corteza interna con células laxamente dispuestas dejando espacios intercelulares y una corteza externa algo más compacta. Epidermis con una capa de cutina, llevando estomas rudimentarios con dos células de cierre expuestas y una reducida cámara epiestomática. Células anexas no diferenciadas. (Lám. IV, fig. 1-3; fig. 9).

Este género tiene dos especies (ambas petrificadas) que se diferencian por la talla y por presentar, una de ellas, pequeñas excrescencias en los tallos, las que sin embargo no están vascularizadas.

Recientemente, Pant (1962) ha reestudiado el material original de las dos especies de *Rhynia* y sugiere que mientras una de ellas *R. major* es un decidido esporofito, la otra *R. gwynne-vaughani* podría consid

Fig. 9. — Reconstrucción del porte de *Rhynia major* Kidst. et Lang (derecha) y *R. gwynne-vaughanii* Kidst. et Lang (izquierda). Devónico de Escocia. Algo reducido

rarse como un gametofito vascularizado el cual se asemeja en ciertos aspectos a los gametofitos de las Psilotales vivientes. Estas ideas se refuerzan por la presencia de las excrescencias no vascularizadas (ramas adventicias y proyecciones hemisféricas) que representarían esporofitos en formación sobre los gametofitos. Demuestra asimismo que los 5 esporangios asignados a esta especie por asociación pueden corresponder a otro tipo de estructuras (los que no llevan esporos) o bien pertenecer a la otra especie de *Rhynia*. El estudio anatómico de-

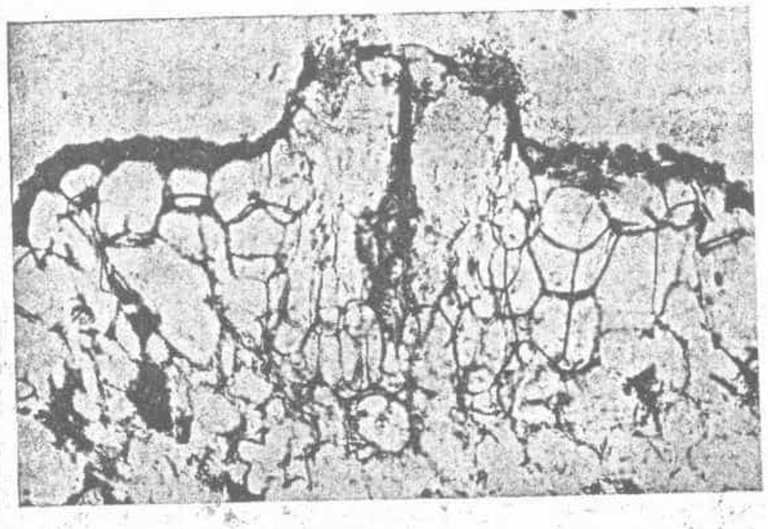


Fig. 9*a*. — Arquegonio de *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidst. et Lang, Devónico, Escocia, × 125. Se observan 4 células en forma de roseta en la parte apical del canal visible éste como una franja oscura; en la base del canal se ve la oosfera. (Foto cedida gentilmente por el Dr. Y. Lemoigne).

tallado de las secciones donde se producen las excrescencias, permite interpretar estructuras que pueden corresponder a arquegonios.

Por otra parte, Merker (1958, 1959, 1961) considera que los llamados rizomas de *Rhynia* son en realidad gametofitos, mientras que la parte erecta de la planta representaría al esporofito. Recientemente Lemoigne (1968) ha demostrado que ejes vascularizados de *R. gwynne-vaughanii* llevan verdaderos arquegonios. (Fig. 9*a*).

En el material petrificado de la Rhynie Chert se halló otro tipo de vegetal, el que, aunque similar en hábito a *Rhynia*, presentaba diferencias que obligaron a una segregación genérica. Este nuevo género *Horneophython*, se caracteriza por sus esporangios que si bien son terminales, suelen estar divididos en la base por una columela. Además los rizomas eran tuberosos.

En las Rhyniaceae se incluyen además los géneros *Cooksonia*, *Dutoitia*, *Hicklingia* y *Taeniocrada*.

La familia *Sciadophytaceae* es monotípica, con el género *Sciadophyton*, del Devónico Inferior. La familia *Sporogonitaceae*, tiene dos géneros: *Sporogonites* (Devónico) y *Eogaspesiea* (Devónico Inferior).

La familia ZOSTEROPHYLLACEAE reúne géneros que corresponden a tallos que no poseen excrescencias, pero con esporangios laterales que pueden estar pedunculados o bien son sésiles, achatados y dehiscentes en el margen distal. El género típico es:

Zosterophyllum Penhallow, 1892. Planta herbácea con rizoma rastrero formado por ramificaciones anastomosadas y cilíndricas, llevando tallos erectos simples o dicotómicamente divididos. Esporangios cortamente pedunculados, reniformes, agrupados en especie de racimos en el sector apical de las ramas, con esporos isosporados. Tallos con cordón vascular compuesto de traquéidas con engrosamientos anulares. Epidermis cuticularizada. Silúrico Superior - Devónico Inferior. (Fig. 13).

En la misma familia se ubican otros géneros, tales como *Bucheria* y *Gosslingia*.

La última familia del orden, Hedeiaceae, reúne los géneros *Hedeia* (Devónico) y *Yarravia* (Devónico Inferior).

El segundo orden, las Psilophytales, agrupa plantas psilofitoides cuyos tallos poseen enaciones en forma de pelo o espinas. Tiene una sola familia, las Psilophytaceae con 4 géneros: *Psilophyton*, *Asteroxylon*, *Thursophyton* y *Psilodendrion*.

Psilophyton Dawson 1859. Tallos ramificados pseudomonopodialmente o dicotómicamente, desnudos o con espinas, crestados longitudinalmente o no. Esporangios péndulos, elongado-elípticos, pares, dispuestos terminalmente sobre ramas laterales repetidamente dicotomizadas; dehiscencia longitudinal. Xilema sólido, ubicado en el centro de los tallos, centrarco o mesarco, compuesto de traquéidas anulares a escalariformes. Corteza colenquimática. Devónico. Hemisferio Norte. (Fig. 14).

Asteroxylon Kidston et Lang. Plantas herbáceas con ramas dicotómicamente divididas, llevando pequeñas hojas rudimentarias (sin venas). Rizoma rastrero, ramificado dicotómicamente. Tallos con un cordón xilemático central actinostélico, macizo. Grupos protoxilemáticos diferenciados en los extremos de los rayos del leño primario. Rastros foliares presentes en el tallo,

no pasando a las hojas. Traquéidas con engrosamientos espi ralados o anulares. Floema rudimentario, desarrollándose entr los rayos del xilema. Epidermis llevando estomas simples, com en *Rhynia*, cutinizada. Devónico. (Figs. 10 y 11).

Los esporangios hallados en los ápices de ramas áfilas que se supo nen orgánicamente conectados a las ramas típicas de *Asteroxylon* fue ron puestos recientemente en duda por Lyon (1964).

Una especie que se asignaba al género, y que recientemente fue com binada a *Thursophyton*, *T. elberfeldense* (Kr. et W.) Hoeg, era simila en cuanto a presencia de hojas escuamiformes y xilema central, act nostélico, pero éste, en parte presentaba una incipiente médula cen tral (fig. 12). Fue segregado de *Asteroxylon* por su ramificació simpodial del tipo de "sobreencumbramiento" ("overtopping") por la presencia de circinos apicales. Presenta asimismo esporangio terminales.

Otras Psilofitales. En estratos devónicos de todo el mundo existe numerosos restos de vegetales que no pueden hallar ubicación precis en comparación con los géneros ya mencionados. De tal manera qu se han descrito numerosos géneros que son de posición sistemática i cierta, tales como *Dawsonites* y *Hostimella*.

Es importante señalar que la edad de algunos yacimientos clásicos como los de Rhynie Chert o los de Australia y Canadá, ha sufrid variaciones. Importa fundamentalmente la edad de los sedimento plantíferos del Devónico de Victoria (Australia), considerados origi nalmente como silúricos, pero ahora referidos al Devónico Inferio Rhynie Chert y Gaspé (Canadá), también se asignan actualmente a Devónico Inferior.

Clase LYCOPSIDA

Las Licópsidas en la actualidad constituyen un grupo relativament pobre en cuanto a número, mientras que en el pasado geológico, desd el Período Devónico en que aparecieron, esta clase estuvo muy bie representada, especialmente durante la Era Paleozoica.

Las Licópsidas representan un eslabón morfológico más evoluciona dó que las Psilofitales. Alcanzaron tallas gigantescas de árboles qu formaron verdaderos bosques en algunas regiones durante el Períod Carbónico. Esto fue posible mediante el perfeccionamiento del sistem de conducción que adquirió crecimiento secundario, a la vez que

consolidaba un formidable aparato de sostén en las gruesas cortezas que caracterizan estos vegetales. De un cilindro vascular protostélico pasaron a ser sifonostélicas con un cilindro aún sólido, sin hendiduras conspicuas causadas por la emisión de rastros foliares. En los grupos más avanzados, sin embargo, este cilindro comienza a esbozar una clara fragmentación. La ramificación se produjo generalmente por división dicotómica y las hojas presentaban una sola vena media, aunque los limbos foliares nunca fueron grandes (pero sí, largos). Los esporangios se ubicaban sobre hojas modificadas (esporofilos) que se agrupaban en estructuras compactas y radialmente simétricas (estróbilos). La heterosporía se desarrolló en algunos grupos; en este sentido, el avance más importante se produjo en las *Lepidocarpáceas* con esporofilos que cubrieron casi totalmente los esporangios, a la manera de un verdadero tegumento.

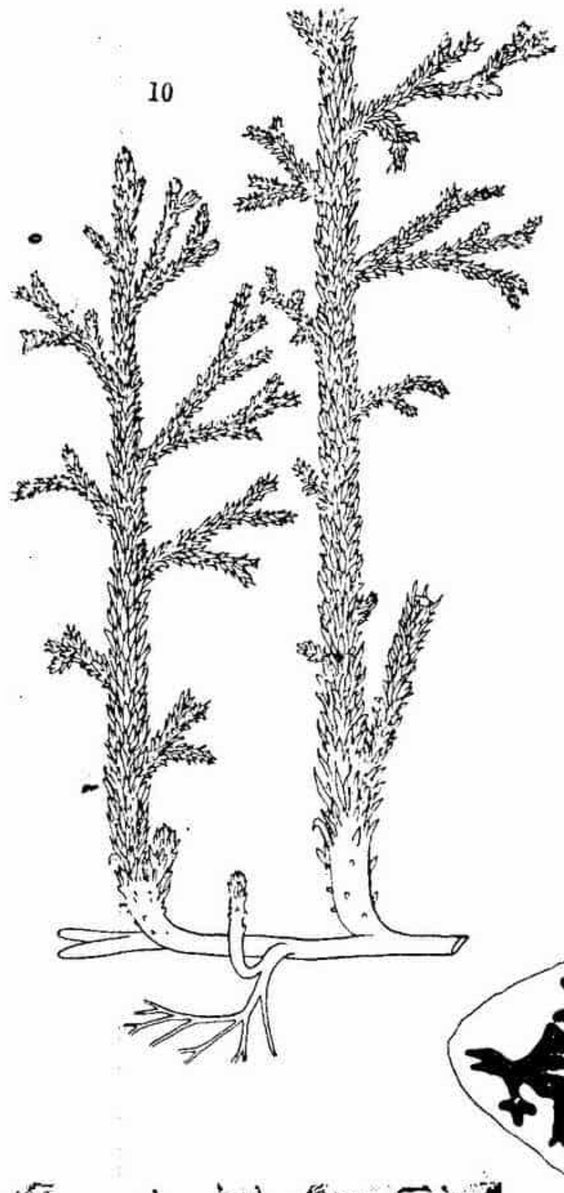
El conocimiento detallado de las Licópsidas paleozoicas se debe, en gran medida, a la profusión de material petrificado hallado en el Hemisferio Norte. En nuestro hemisferio, las petrificaciones de estas plantas son más bien raras. Durante el Mesozoico las Licópsidas declinaron bruscamente y persisten hasta la actualidad como grupo poco representativo.

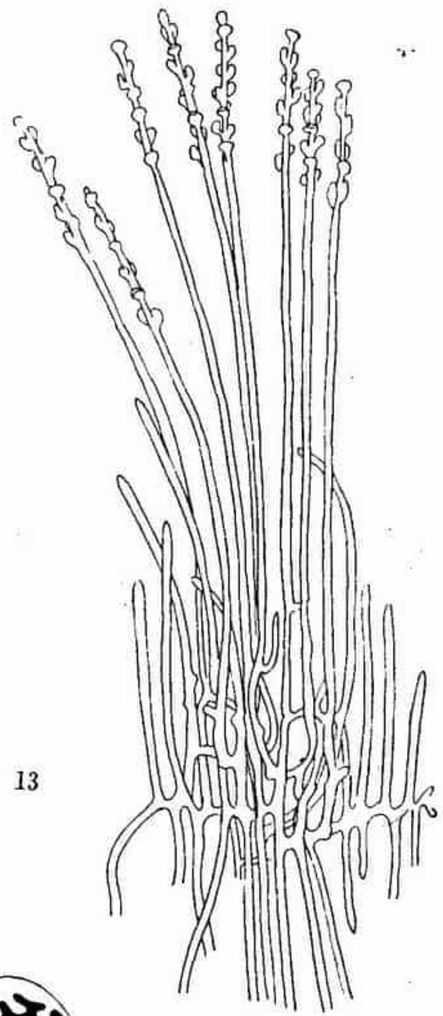
En esta clase reconocemos los siguientes órdenes:

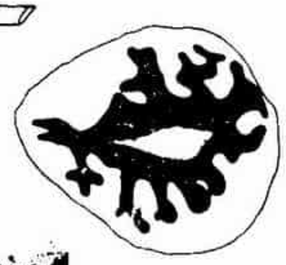
1) Protolepidodendrales, exclusivamente del Devónico; y Ch
2) Lycopodiales, que aparecieron en el Devónico y que persisten hasta la actualidad;
3) Selaginellales, que aparecieron en el Carbónico y que viven actualmente;
4) Lepidodendrales, que aparecen y se desarrollan notablemente en el Carbónico y se extinguen en el Triásico;

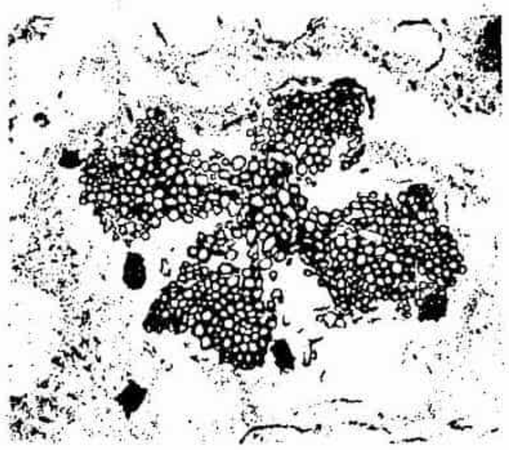
LEYENDA DE LAS FIGURAS 10-14

Figs. 10-14. — 10. Reconstrucción de *Asteroxylon mackiei* Kidst. et Lang; Devónico de Escocia; algo reducido (adaptado de Kidston y Lang, 1921); 11. Esquema de' corte transversal de la estela de *Asteroxylon mackiei* mostrando la emisión de los rastros foliares a partir de los extremos de los rayos xilemáticos; *ca.* 20 aumentos (adaptado de Kidston y Lang, 1920); 12, Esquema de un corte transversal de la estela de *Thursophyton elberfeldense* (Kr. et Wely.) Hoeg; Devónico de Alemania; *ca.* 10 aumentos; (de Hirmer, 1927); 13, Reconstrucción de *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow: Devónico de Escocia (según Walton, 1964); 14, Reconstrucción de *Psilophyton princeps* Dawson; Devónico de Canadá; con detalle de esporangios.



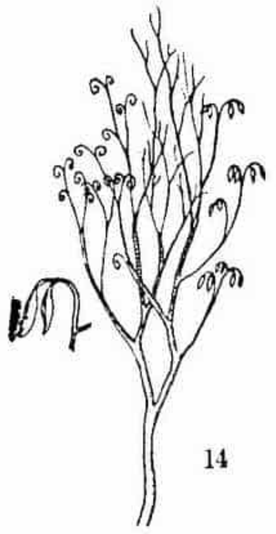






12

11



14

5) Lepidocarpales, exclusivamente del Carbónico;

6) Isoetales, cuyos primeros representantes se conocen para el Terciario y que viven en la actualidad.

Una de las primeras plantas terrestres que se conocen, *Baragwanathia*, procede del Devónico Inferior de Australia (anteriormente estos sedimentos fueron datados en el Silúrico), y fue descripta por Lang y Cookson en 1935. Por la morfología general puede ser considerada en esta clase, pero en una posición sistemática aún poco precisa. (Ver Chaloner en Boureau, 1967.)

Baragwanathia Lang y Cookson, 1935. Tallos de hasta 60 cm de largo, cubiertos de hojas acintadas, largas, insertas aparentemente en espiral. Esporangios situados en las axilas de las hojas, con esporos isosporados. El cordón vascular central del tallo aparentemente actinostélico, compuesto por traquéidas primitivas con engrosamientos anulares. (Lám. IV, fig. 4).

Las traquéidas anulares indudablemente representan un carácter de primitivez. Por lo demás, este vegetal tiene aspecto de Licópsida.

Orden PROTOLEPIDODENDRALES

Representadas sólo en el Devónico y Carbónico. Sus tallos no alcanzan a tener medio metro de alto y estaban cubiertos por espinas u hojas muy rudimentarias. No se conoce muy bien la estructura anatómica por falta de petrificaciones, pero algunas compresiones conservan las partes fértiles (esporangios) ubicadas sobre hojas no modificadas, y el cordón vascular central es protostélico. Se reconocen dos familias.

1) Flia. DREPANOPHYCACEAE Kräusel et Weyland, 1949. Tiene un solo género:

Drepanophycus Goeppert, 1852. Tallos en parte rastreros, en parte erectos, de pocos centímetros de altura, dicotómicamente ramificados, cubiertos helicoidalmente por espinas o apéndices foliares rudimentarios (aciculares). Esporangios ubicados en la parte adaxial de algunas espinas, uno por espina. Espinas al caer no dejan ninguna marca de contornos definidos (pulvínulos) sino una simple elevación mamelliforme. Devónico Inferior. (Fig. 15).

En Argentina se conoce una especie del Devónico de la Quebrada La Chavela, Provincia de San Juan, *Drepanophycus eximium* (Freng.) Menéndez. Este vegetal, originalmente descripto por Frenguelli (1954) en el género *Protolepidodendron* fue combinado a *Drepanophycus* por Menéndez (1965) porque los apéndices foliares aciculares son simples y no bifurcados [1].

2) Flia. PROTOLEPIDODENDRACEAE Kräusel et Weyland, 1949:

Protolepidodendron (Krejci, 1879, nom. nud.) Potonié et Bertrand 1904. Planta de hábito similar a *Drepanophycus*, con esporangios ubicados en la axila de la rama y las hojas, o bien asentados directamente sobre las hojas. Hojas característicamente bifurcadas en sus ápices. Cicatrices foliares mameliformes, a veces llevando una marca subcentral del incipiente haz vascular. Devónico Inferior y Medio. (Fig. 18).

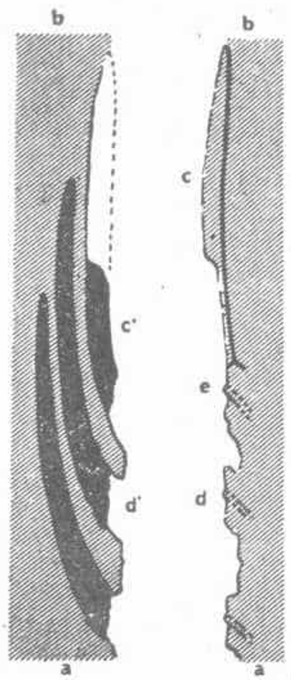
Chaloner en Boureau (1967) agrega a esta familia los géneros *Sugambrophyton* (Devónico Inferior), *Colpodexylon* (Devónico Superior) y *Prolepidodendron* (Devónico Superior).

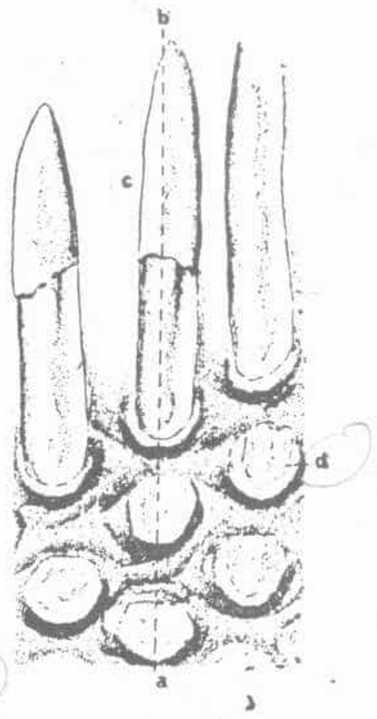
Dentro del mismo orden se incluye la familia Eleuterophyllaceae, con el género *Eleuterophyllum*, del Namuriano de Europa. Este taxón presenta tallitos delgados, con pequeñas hojas filiformes que se ubican sobre pulvínulos más o menos marcados. La disposición de las hojas es pseudoverticilada, o sea en una espiral poco inclinada. En la parte adaxial de las hojas fértiles se disponen esporangios ovalados y cortamente pedunculados. Este género presenta cierta similitud con *Drepanophycus*.

La familia Archaeosigillariaceae, con el género *Archaeosigillaria* (Devónico a Carbónico Superior), poco caracterizado, incluye plantas de tallos delgados con hojas dispuestas helicoidalmente, conformando al mismo tiempo hileras verticales. Cuando se produce la decorticación, las marcas que se dejan ver suelen ser hexagonales, con un mamelón central correspondiente al haz vascular; pero no se observan marcas de lígula ni parienos. En la Argentina se conoce *A. conferta*

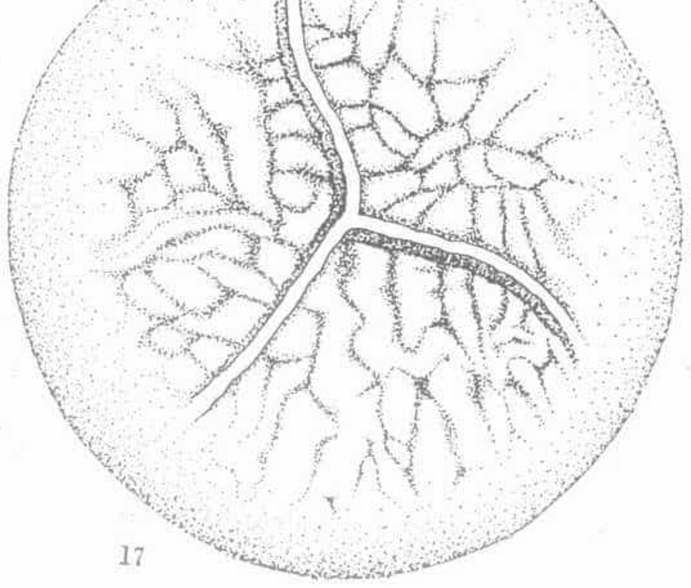
[1] Recientemente se han mencionado ciertas reservas sobre el material, que presenta pulvínulos bastante definidos (Cuerda, Wagner y Arrondo, 1968); debido a este carácter, podría tratarse de una especie más avanzada, cercana al género *Eleuterophyllum* del Carbónico. La tafoflora de la Quebrada de la Chavela, asimismo, se presenta como una asociación Carbónica y no Devónica, como se postuló en un comienzo.

15





16



17

18

Figs. 15-18. — 15, Reconstrucción de *Drepanophycus spinaeformis* Goeppert, Devónico de Europa. Aspecto de rama fértil, llevando esporangios axilares; algo ampliado (adaptado de Krausel y Weyland, 1930); 16, *Archaeosigillaria conferta* (Frenguelli) Menéndez; Carbónico Inferior de San Juan. A la derecha el calco del holotipo y a la izquierda, cortes ideales del mismo: *c*, hojas; *d*, pulvínulos; *e*, posible huella de cordones vasculares; *ca.* 7 aumentos (de Menéndez, 1965); 17, *Hughesisporites patagonicus* Arch. Megasporo en vista polar. Cretácico Inferior de Santa Cruz. *ca.* 100 aumentos (de Archangelsky, 1965); 18, Reconstrucción de *Protolepidodendron scharianum* (Krejci) Potonié et Bernard. Devónico de Europa; algo ampliado (de Potonié y Bernard, 1904).

(Frenguelli) Menéndez (fig. 16), de la Quebrada de la Chavela en San Juan, dado originalmente como Devónico (ver nota al pie de la página 61). Can be Cb.

Orden LYCOPODIALES

Tiene representantes actuales *(Lycopodium)* pero se conoce ya desde el Paleozoico. Se caracteriza por la falta de lígula y por la homosporía. Se reconocen dos familias.

1) Flia. Lycopodiaceae Rich, 1805. Carbónico-actual. El conocimiento de las especies vivientes, pemite tener una definición precisa de este grupo. El género actual más característico es:

> **Lycopodium.** Plantas herbáceas sin crecimiento secundario en espesor. Tallos rastreros o erguidos, dicotómicamente ramificados, con un cordón vascular central fragmentado en una plectostela. Hojas insertas espiraladamente con una vena media desarrollada. Raíces dicotómicamente divididas. Entre las hojas, o bien en los extremos de las ramas, se forman estróbilos compuestos de hojas (esporofilos) compactamente agregados, con esporangios eusporangiados en la cara adaxial. Esporos isosporados que dan origen a prótalos subterráneos monóicos, saprofíticos, con rizoides que captan el agua y que tienen hongos micorrizógenos que viven en las capas celulares periféricas, y que son importantes en la nutrición del prótalo.

En estratos carbónicos, especialmente del Hemisferio Norte, se conocen impresiones y compresiones de vegetales herbáceos estrictamente similares en forma a los actuales *Lycopodium*. Son aparentemente isosporados y se incluyen en esta familia con el nombre genérico *Lycopodites*. Una evidencia quizás más concluyente de la presencia de esta familia en el Paleozoico la constituye un estróbilo petrificado, *Spencerites*, que es isosporado y en el cual se han reconocido esporofilos no ligulados.

En sedimentos mesozoicos suelen hallarse esporos esculturados, semejantes a los que se conocen en las especies vivientes de *Lycopodium*. Reciben el nombre de *Lycopodiumsporites*. En la Argentina, este tipo de esporo se ha mencionado para el Cretácico Inferior de Patagonia (Archangelsky y Gamerro, 1967).

2) Familia LEPIDODENDROPSIDACEAE, Radczenko, 1956. Vivieron desde el Devónico hasta el Carbónico Medio. Estas plantas difieren de la familia anterior en que eran probablemente arbóreas y en que no agrupaban los esporofilos en estructuras de tipo estrobilar. Es, sin embargo, una familia artificial o mal caracterizada, porque no disponemos de petrificaciones que permitan reconocer la estructura interna de los tallos o troncos.

Lepidodendropsis Lutz, 1933. Tallos gruesos, probablemente con crecimiento secundario en espesor, dicotómicamente ramificados, con hojas uninervadas espiraladamente dispuestas (o pseudo verticiladas). Hojas que al caer no dejan un cojinete foliar definido. Esporofilos iguales a las hojas estériles, salvo en la presencia de un esporangio en la superficie adaxial.

Este género se conoce en la tafoflora del Carbónico Inferior de la Península de Paracas en Perú (Jongmans, 1954). Otros géneros asignados a la familia son *Protolepidodendropsis* (Devónico) y *Sublepidodendron* (Carbónico).

Orden SELAGINELLALES

Se caracteriza por presentar heterosporía y lígula. Se reconoce una sola familia: las Selaginellaceae, que tiene representantes en la actualidad y que apareció en el Período Carbónico.

Familia SELAGINELLACEAE Mett., 1856. Carbónico-actual. El conocimiento de muchas especies del único género viviente, permite tener una definición completa del grupo.

Selaginella. Plantas herbáceas y rastreras, en parte erguidas, con raíces y tallos de división dicotómica-anisótoma, sin crecimiento secundario en espesor, llevando hojas escuamiformes insertas helicoidalmente a veces en dos series marcadas. Hojas con verdadera vena media y una lígula que permite captar agua (con lo cual se logra una absorción más rápida de este elemento). Lígula conectada con las traquéidas del haz vascular foliar. Hojas fértiles (esporofilos) agrupadas en estróbilos que suelen ser terminales, simples o ramificados. Esporofilos ligulados, llevando un esporangio. Plantas heterosporadas (con mega y microsporangios que producen, respectivamente, mega y microesporos). Megasporangios generalmente ubicados en la parte basal de los estróbilos. Prótalos encerrados dentro del megasporo hasta el momento en que los espermatozoides ciliados fecundan los arquegonios y comienza el crecimiento del embrión.

Los restos fósiles, megascópicos, que reúnen las condiciones morfológicas de esta definición, se agrupan en el género *Selaginellites* Zeiller que se conoce a partir del Carbónico.

Pocos grupos vegetales producen esporos de dos tamaños. Entre ellos, las Selaginelas producen megasporos hermosamente esculturados y fácilmente determinables. Este tipo de resto, es frecuente en numerosos yacimientos tanto paleozoicos como mesozoicos; para estos últimos, la familia adquiere una importancia especial, por cuanto, aparentemente, en esa época es la única agrupación vegetal que producía esporos de dos tipos. Gracias a este carácter, podemos reconocer a las Selaginellales con mayor frecuencia que con restos megascópicos, que son muy raros. Para Argentina, se han descripto megasporos de Selaginelas para el Cretácico Inferior de Santa Cruz (Formación Baqueró). *Horstisporites feruglioi* Arch. y *Hughesisporites patagonicus* Arch. (1965). (Fig. 17).

Orden LEPIDODENDRALES

Este grupo es muy importante en Paleobotánica. Incluye vegetales extintos con un biocrón que va desde el Carbónico Inferior hasta el Triásico Medio.

Los esporofitos de los representantes paleozoicos del orden eran arborescentes, heterosporados, con capacidad de desarrollar crecimiento secundario en espesor. La parte subterránea de la planta estaba sumamente desarrollada, dicotómicamente ramificada (rizomas o rizóforos) y llevaba apéndices (raíces). La superficie de los troncos y de las ramas presentaba bases foliares (cojinetes foliares o pulvínulos) salientes, que al caer las hojas dejaban ver marcas características. Las hojas eran lineales, uninervadas y presentaban un lígula en la base de su inserción. Los esporofilos se hallaban agrupados en estructuras estrobilares.

Los esporofitos de los representantes mesozoicos eran más reducidos, poco o nada ramificados. Se conocen 4 familias: Lepidodendráceas, Sigillariáceas. Botrodendráceas y Pleuromeiáceas.

Numerosos géneros están bien estudiados en base a petrificaciones de todos los órganos constitutivos de los esporofitos.

Familia LEPIDODENDRACEAE Endlicher, 1836.

Gigantescos árboles que alcanzaban hasta 30 metros de altura con un diámetro de tronco de hasta 2 metros. Los cojinetes foliares eran rómbicos o subelípticos. La ramificación, tanto de la parte aérea como la subterránea, era típicamente dicótoma. Estas plantas se conocen por impresiones, moldes, compresiones y petrificaciones de sus distintas partes, que suelen recibir nombres genéricos diferentes. Vivieron en el Período Carbónico y se extinguieron en el Pérmico.

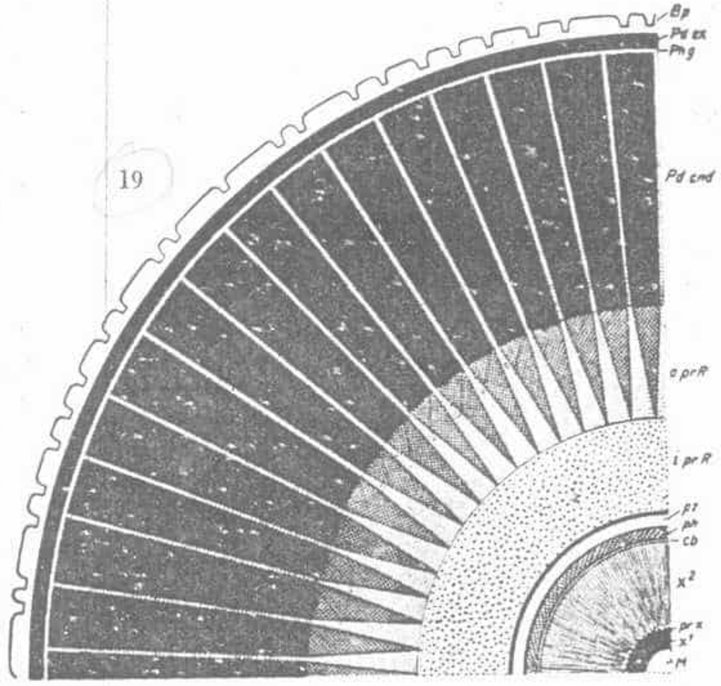
I) *Parte subterránea.* Era una continuación de la parte aérea de la planta y desarrollaba, mediante sucesivas divisiones dicotómicas, un amplio sistema de sostén, cuyo diámetro sobrepasaba el ancho de la copa aérea. Estos vegetales solían vivir en suelos flojos. Los sedimentos en que se hallan estos rizomas son de ambientes costaneros y pantanosos; en ciertas formaciones, estos rizomas se hallan petrificados *in situ* (como en el clásico afloramiento del Victoria Park, Glasgow, Escocia: ver lámina de la Introducción de Walton, 1940, Introduction to the Study of Fossil Plants); en algunas secciones de estas formaciones se han hallado capas sucesivamente sobrepuestas con estos rizomas truncados. Los rizomas llevaban, en disposición helicoidal, apéndices alargados, simples o raramente dicotomizados. Este conjunto de órganos, rizomas con sus apéndices, reciben el nombre genérico de *Stigmaria*, y son comunes tanto a esta familia como a las Sigilariáceas y Botrodendráceas.

—

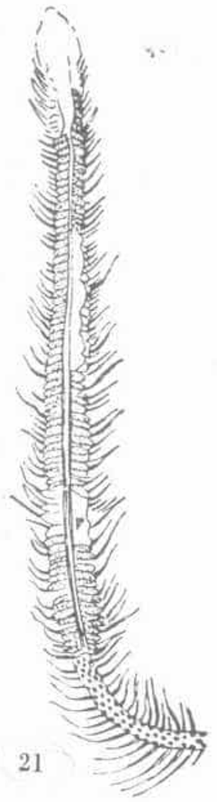
Stigmaria Brongniart 1822. Rizomas dicotómicamente divididos, con crecimiento secundario en espesor, con apéndices densa y helicoidalmente dispuestos, que al separarse dejaban en el ri-

LEYENDA DE LAS FIGURAS 19-23

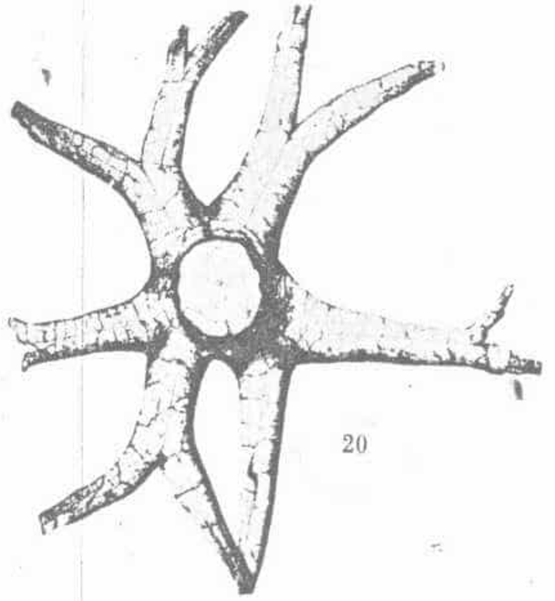
Figs. 19-23. — 19, Corte transversal idealizado de un tronco maduro de *Lepidodendron*. M: módula; x 1: leño primario: *pr.* x: protoxilema; x 2: leño secundario; *cb*: cambium; *ph*: floema; *pz*: periciclo; *i pr* R, *a pr* R: sectores interno y externo de la corteza interna: *Pd*: parte interna de la corteza externa; *Ph g*: fellógeno; *Pd ex*: parte interna de la corteza externa: *Bp*: pulvínulos. (De Hirmer, 1927); 20, Aspecto general de *Stigmaria ficoides* Bgt. Carbónico, Europa. Reducido unas 65 veces. (De Hirmer, 1927); 21, *Lepidostrobus* sp. Aspecto general de un estróbilo. Reducido a cerca de 1/3. (De Seward, 1919); 22, Corte transversal de *Lepidodendron schizostelicum* Arnold, mostrando la relación de periderma interno (punteado) con el cilindro xilemático fisurado en sentido radial. (De Arnold, 1960); 23, *Lepidostrobus* sp. Esquema de un corte transversal (a) y un corte longitudinal (b) de estróbilo. *St*: estela del eje del estróbilo; *sm*: esporangio; *sp.* esprofilo. (de Hirmer 1927).



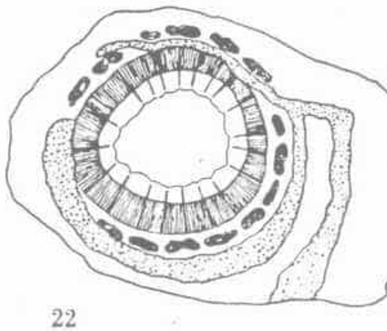
19



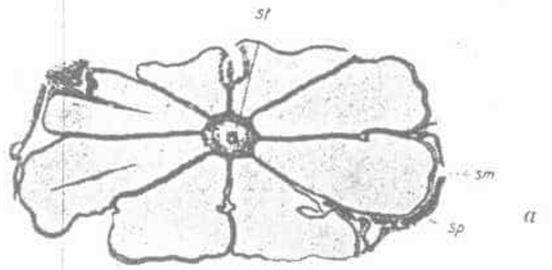
21



20

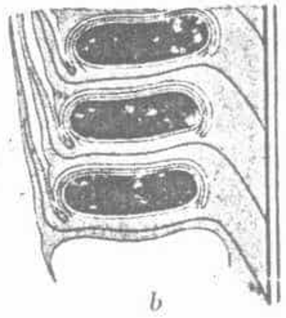


22



a

23



b

zoma una cicatriz circular con un mamelón central. Estructuralmente presentan un protoxilema que puede ser exarco, mesarco o endarco, un metaxilema centrífugo y centrípeto, y un leño secundario centrífugo. El xilema está rodeado por un tejido parenquimático cortical con tres zonas definidas, una interna, otra externa, y entre ambas una zona con grandes lagunas parenquimáticas o espacios aeríferos. Las traquéidas del protoxilema presentaban engrosamientos espiralados, mientras que las del metaxilema eran escalariformes con puntuaciones en las paredes radiales y tangenciales. Los apéndices nacían de los radios medulares y su leño conectaba directamente con el leño del protoxilema del rizoma; tenían un solo haz conductor endarco con protoxilema que no era continuo y que no rodeaba totalmente al metaxilema. Se reconocen asimismo dos capas corticales continuas, la interna y la externa, separadas por una zona media con grandes lagunas aerenquimáticas atravesadas por puentes celulares. Las cortezas del rizoma y de los apéndices son continuas (por ello, los apéndices no son verdaderas raíces). Hay casos de apéndices endógenos. (Lám. VI, fig. 1; fig. 20).

II. *Parte aérea.*

1) *Troncos y ramas.* Se conocen en base a impresiones, moldes, compresiones y petrificaciones. Desarrollaban un fuerte caule que se ramificaba dicotómicamente en su parte superior. Las ramas más finas llevaban numerosas hojas en disposición helicoidal, que al caer dejaban marcas muy características. Los asientos o bases foliares, cubren toda la parte aérea de los troncos y de las ramas.

Lepidodendron Sternberg, 1820. Troncos que externamente presentan bases foliares dispuestas en compactas helicoides, salientes, rómbicas o alargadas en el sentido longitudinal del caule, juntas o algo separadas, con una parte subcentral que se destaca en forma de pequeños rombos que corresponden a la superficie de abcisión de las hojas. En esta parte del cojinete aparecen marcas que corresponden, la central a la cicatriz del haz vascular, y las dos laterales a las cicatrices de los parienos (canales aeríferos). En el campo superior del cojinete foliar aparece generalmente una marca subcentral que indica la posición de la foseta que contenía la lígula. En el campo inferior del cojinete, dos marcas cercanas a la cicatriz foliar corresponden a las huellas de los parienos inferiores; una quilla longitudinal separa a veces en dos sectores el campo inferior del cojinete.

Las formas juveniles son protostélicas, las adultas sifonostélicas con médula parenquimática o mixta (parénquima con traquéidas dispersas sin formar haces definidos); el xilema formaba un cilindro vascular cuyo diámetro era reducido en comparación al diámetro total del tronco; era exarco con un metaxilema centrípeto. Las traquéidas del metaxilema y del xilema secundario presentaban engrosamientos escalariformes con puntuaciones. Un cambium separaba el xilema secundario del floema que estaba rodeado por un periciclo. El grueso del tronco estaba constituido por la corteza que se diferenciaba en una zona interna, donde se formaban lagunas de tejido aerenquimático, que luego, en forma de canales, conectaban con el exterior (parienes), rodeada de un cilindro con desarrollo de tejido mecánico de sostén, y una zona externa que desarrollaba, mediante la acción meristemática del felógeno, un fuerte periderma rico en elementos esclerenquimáticos. La parte más externa de la corteza, desarrollaba saliencias o pulvínulos que eran los asientos de las hojas. Los canales aerenquimáticos en la corteza externa se bifurcaban dos veces dando 4 canales por cada pulvínulo. (Lám. V, figs. 4, 5; figs. 19, 22, 24, 25).

Frecuentemente se hallan en los sedimentos, impresiones, moldes o compresiones de troncos y ramas de *Lepidodendron*, decorticados en distinta medida. En estos ejemplares los pulvínulos pueden faltar y las marcas de la lígula y de los parienos pueden estar ausentes. En estado de decorticación extrema, se desdibuja totalmente la forma de los pulvínulos y quedan solo las marcas del haz vascular, a veces también las marcas de los parienos. Tales ejemplares, según el grado de decorticación reciben los nombres de *Knorria*, *Bergeria* y *Aspidiaria*, que no tienen ningún valor botánico; sólo nos indican la presencia de Lepidodendráceas arborescentes en los sedimentos portadores.

Lepidophloios Sternberg 1825. Anatómicamente es similar a *Lepidodendron*. Difiere por la forma de los cojinetes foliares que son rómbicos pero extendidos en sentido transversal al eje longitudinal del caule. La cicatriz foliar se halla ubicada en el ángulo inferior del rombo y presentaba las marcas del haz vascular y de los dos parienos laterales. Encima de la cicatriz foliar aparecía la marca de la foseta ligular (faltaban los otros dos parienos). (Fig. 27).

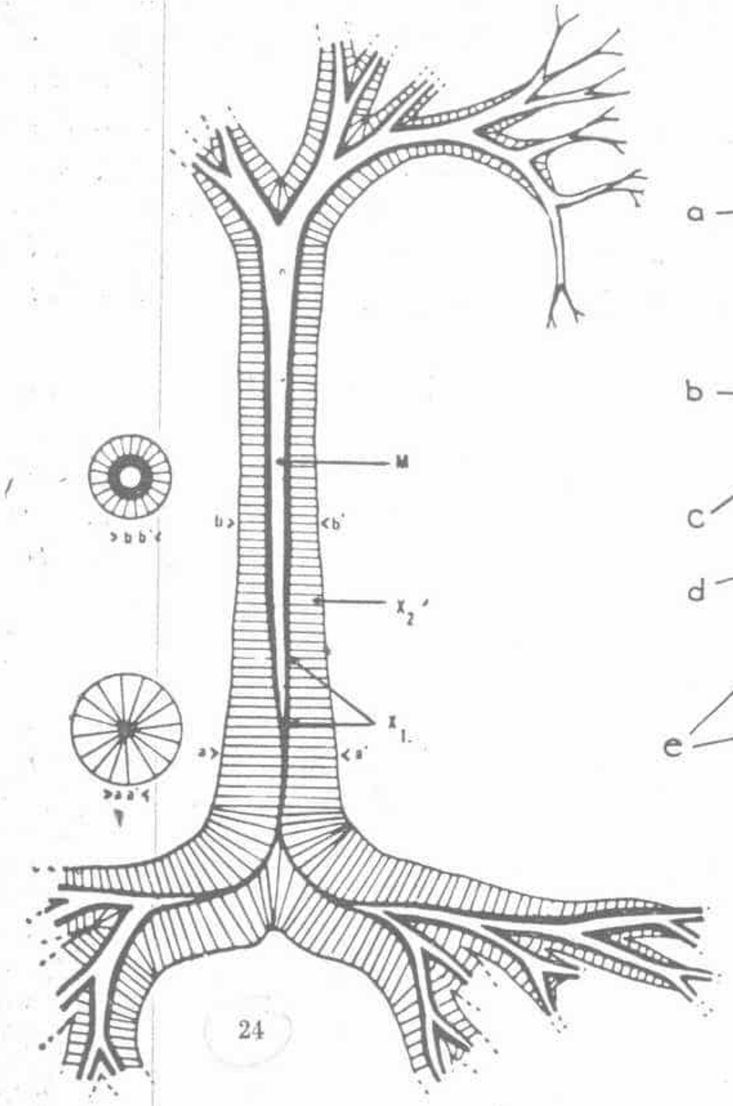
Algunas impresiones de ramas de este género, presentan gruesas cicatrices subcirculares, que probablemente tienen que ver con la inserción de algún órgano (estróbilos ?) y que reciben el nombre genérico de *Halonia*.

Lepidodendron y *Lepidophloios* vivieron predominantemente en la Provincia Paleoflorística Euroamericana. Coetáneamente, en otras provincias habitaron licópsidas arborescentes que presentaban ciertas diferencias genéricas en cuanto a morfología de los cojinetes foliares. En la Provincia de Angara, se describieron varios géneros (sólo en base a impresiones), como *Viatscheslavia* y *Rhyzodendron*. En América del Sur, y por extensión en los países gondwánicos, en estratos carbónicos y pérmicos se conocen numerosas impresiones de licópsidas arborescentes. Estas improntas se presentan frecuentemente decorticadas y no tienen, por lo tanto, valor sistemático. En ciertos casos, sin embargo, se han descripto impresiones que llevan cojinetes foliares rómbicos, con claras marcas de la inserción foliar y de su haz vascular. Raramente se han citado marcas correspondientes a parichnos. También se conocen petrificaciones de América del Sur.

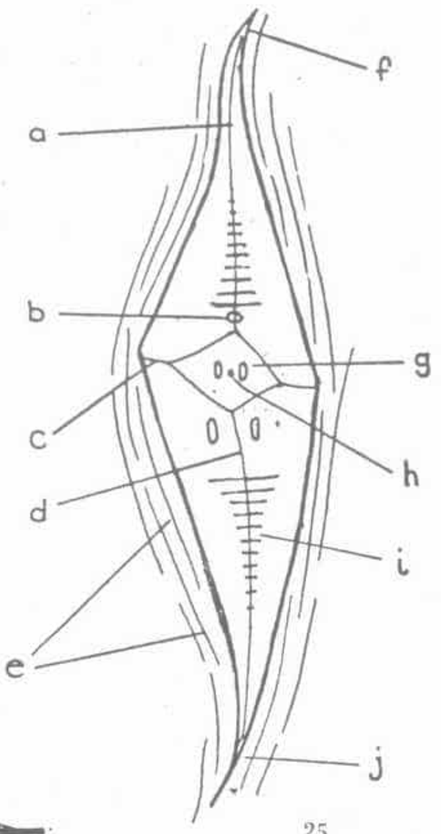
Lycopodiopsis Renault, 1890. Tallos con una médula parenquimática central y un cilindro vascular primario hendido parcial o totalmente por radios medulares que se forman por la emisión de rastros foliares; protoxilema exarco. Rastros foliares presentes por fuera de los sectores leñosos del cilindro con un cordón vascular parcialmente rodeado por tejido de transfusión en forma de herradura, que suele llegar hasta los pulvínulos. Corteza separada en dos zonas, una interna y otra externa. Hay una peridermis y una epidermis sobre la que apoyan los pulvínulos foliares que externamente presentan una marca del haz vascular (a veces del tejido de transfusión), faltando las marcas de parichnos y lígula; pulvínulos de forma rómbica a subcircular, llevando hojas uninervadas y aciculares. (Fig. 32).

LEYENDA DE LAS FIGURAS 24-27

Figs. 24-27. — 24. Esquema idealizado de un corte longitudinal de una Lepidodendrácea. En negro, leño primario (x-1) y en rayado, leño secundario (x-2). (De Lemoigne 1966); 25, Esquema de un pulvínulo de *Lepidodendron*. *a*. carena superior; *b*. foseta ligular; *c*. costa lateral; *d*. carena inferior; *e*. estrías longitudinales entre los pulvínulos; *f*. ángulo superior del pulvínulo; *g*. cicatriz de parichnos; *h*. cicatriz del haz vascular; *i*. estrías o ridas transversales en el campo inferior del pulvínulo; *j*. ángulo inferior del pulvínulo: 26, *Lepidophylloides latifolium* (Graham). Corte transversal de hoja mostrando un haz vascular único. Carbónico, U. S. A. *ca*. 25 aumentos. (Adaptado de Reed, 1941); 27, *Lepidophloios sp*. A: sección tangencial de la parte externa del tronco que corta las bases foliares, mostrando su forma característica (algo ampliado). B: detalle histológico (10 aumentos): *vb*.: haz vascular colateral; *pa*: parichnos: *lg*: lígula en su foseta. (De Scott, 1900).

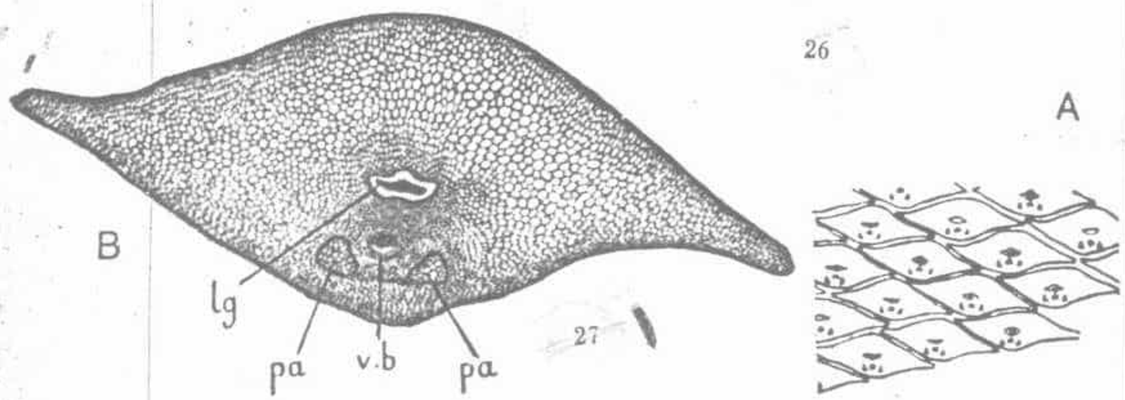


24



25

26



27

Las petrificaciones hasta ahora estudiadas corresponden al Pérmico y Carbónico Superior de Brasil, y están representadas por una sola especie, *L. derbyi* Ren. Kräusel (1961) decidió incluir en este género la especie *Lycopodiopsis pedroanus* (antes *Lepidodendron pedroanum)*, ampliamente representada en el Gondwana Inferior americano, y caracterizada sólo por impresiones de pulvínulos rómbicos con marcas de un haz vascular único, con hojas más anchas y más cortas que en *L. derbyi*. En Argentina conocemos *L. pedroanus* en el Pérmico Inferior de Santa Cruz, Chubut y San Juan.

Para el Pérmico Inferior de Bolivia se ha descripto recientemente otra licópsida petrificada. Externamente, presenta pulvinulos sin marcas visibles, a excepción de un mamelón subcentral que puede corresponder al haz vascular de la hoja. Anatómicamente difiere de *Lycopodiopsis* y se acerca más a un típico *Lepidodendron*. Este género fue llamado:

Eligodendron Archang. y de la Sota, 1967. Tallos con cojinetes foliares mameliformes, densa y helicoidalmente dispuestos, con una cicatriz subcentral (haz vascular), sin otras marcas visibles (lígula, parienos). Parénquima medular homogéneo, con algunos elementos tubuliformes (vistos radialmente) en las proximidades del xilema. Anillo xilemático primario continuo. Protoxilema bien diferenciado, formando fosetas donde se originan los rastros foliares. Metaxilema centrípeto. Probable capa secretora rodeando el cilindro xilemático, con rastros foliares incluidos. Corteza diferenciada en tres capas. Corteza interna posiblemente aerenquimática, con vestigios de un tejido compuesto por células irregulares, con membranas delgadas. Corteza media con un asiento ondulado, nítido, atravesada por bandas radiales de tejido mecánico (?) que delimitan espacios a veces ocupados por células opuncioides. Corteza externa no diferenciada claramente de la media, compuesta por un tejido parenquimático compacto, con células isodiamétricas. Rastros foliares externos con un grupo xilemático subcentral, rodeado por células radialmente alargadas y externamente, con una capa de tejido parenquimático que forma una vaina definida. (Lám. V, figs. 1, 2, 3).

En el Pérmico Inferior de Africa, se conocen impresiones de probables licópsidas referidas al género *Cyclodendron* Kräusel, 1928, que presentan una corteza con cicatrices foliares subcirculares a rómbicas, distribuidas en espiral y espaciadas, con una marca correspondiente al haz vascular; llevan hojas uninervadas, algunas aparentemente

fértiles, probablemente con esporangios heterosporados. La ubicación sistemática de estas impresiones es por ahora imprecisa.

2) *Hojas.*

Se conocen tanto en su posición natural sobre las ramas como aisladas. Son generalmente alargadas y siempre uninervadas.

Lepidophylloides Snigirevskaya 1958 [1]. Hojas alargadas, acintadas, lineares o lanceoladas, uninervadas, de márgenes enteros y ápice agudo.

Anatómicamente, en el centro presentaban un único haz compuesto por xilema y floema rodeado por tejido de transfusión dispuesto en forma de herradura. En el lado inferior de la hoja habían dos senos en forma de canales que recorrían longitudinalmente el limbo; allí se ubicaban los estomas formando hileras bien definidas. Estomas con células de cierre superficiales y células anexas no diferenciadas. (Fig. 26).

En la Argentina, especialmente en estratos eopérmicos de Chubut, se hallan frecuentemente hojas que tienen todas las características morfológicas del género, y que están asociadas a abundantes impresiones y moldes de licópsidas (algunas dispuestas aún sobre las ramas).

3) *Estróbilos.*

Se disponían sobre los extremos de las ramas o bien en ramas laterales especializadas. Probablemente eran péndulos.

Lepidostrobus Brongniart 1828. Estructuras cilíndricas a ovaladas, hasta 25 cm de largo por 5 cm de ancho, con un eje central que llevaba, en disposición helicoidal, numerosos esporofilos de forma lanceolada. Esporofilos en su sector proximal horizontales, distalmente proyectándose hacia arriba cubriendo los esporofilos superiores, y desarrollando hacia abajo una pequeña quilla. Esporangios ubicados en el sector horizontal del esporofilo, fusionados al mismo. Lígula ubicada a continuación del esporangio, hacia afuera. Estróbilos iso o heterosporados; cuando heterosporados, los megasporangios situados en la base del estróbilo. Micro y megasporos triletes, desde lisos a fuertemente esculturados. (Lám. VI, fig. 3; Figs. 21, 23).

[1] El nombre *Lepidophyllum* Bgt. 1828 estaba pre-ocupado, proponiéndose por lo tanto el nombre nuevo.

Los megasporangios producían en general una sola tetrada, en la que un megasporo se desarrollaba, quedando abortados los otros tres.

En una especie de este género, *Lepidostrobus major* Bgt., el megasporo funcional se halló unido a la pared del esporangio mediante un pedúnculo formado por el exosporio del mismo.

Esporofilos aislados suelen encontrarse en los sedimentos en forma de impresiones o compresiones y reciben el nombre genérico de *Lepidostrobophyllum*.

Algunas especies de *Lepidostrobus* han sido relacionadas con los correspondientes troncos y ramas de *Lepidodendron* mediante conexiones orgánicas.

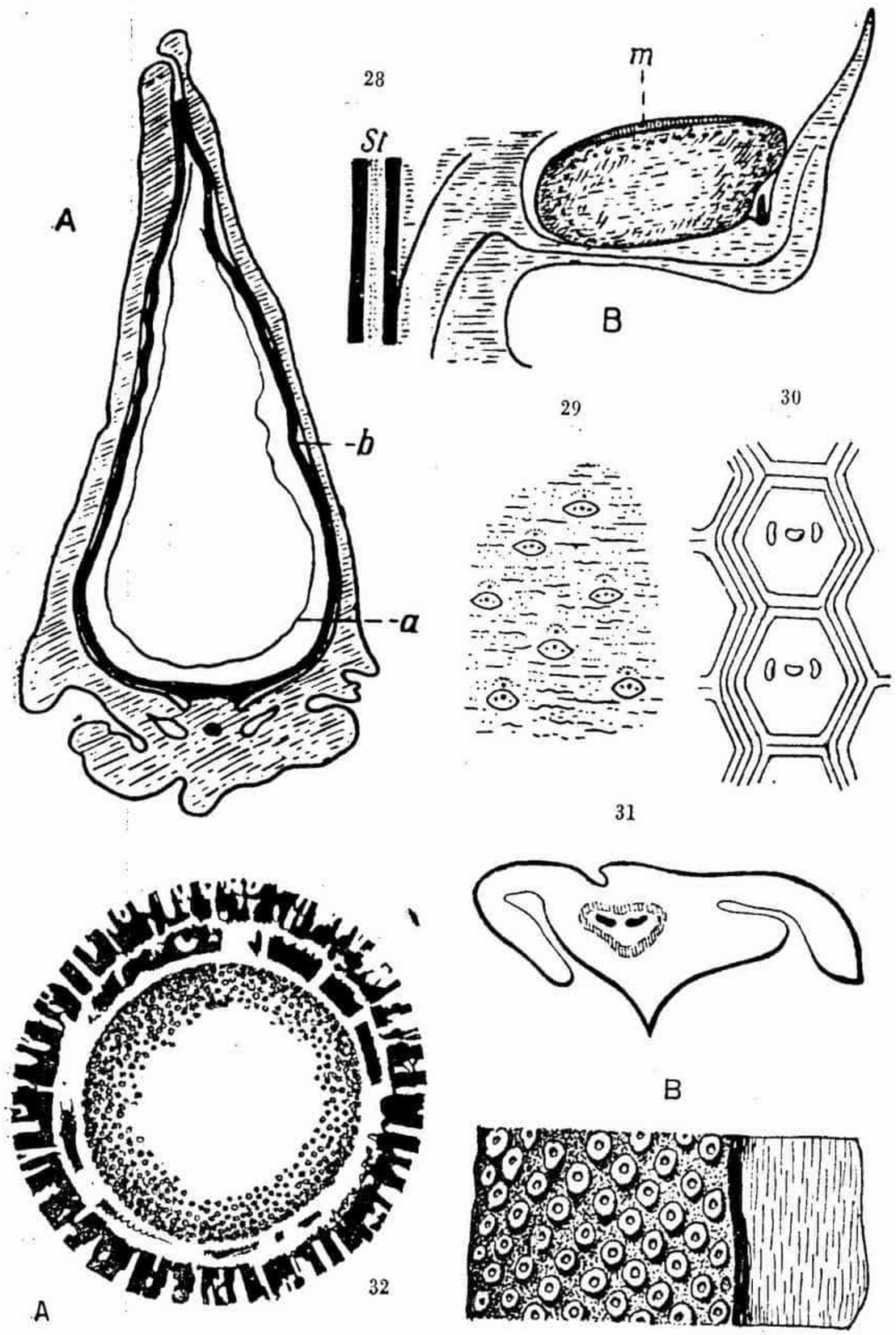
Por otra parte, se han descripto los mega y microsporos de algunos estróbilos y los mismos se han relacionado con esporos dispersos en los sedimentos. Estas plantas producían notables cantidades de esporos, y en la estratigrafía detallada de las distintas épocas del Período Carbónico, se han podido establecer zonas en base a estos restos microscópicos. Las características esculturales de las exinas de los esporos de esta y otras familias de licópsidas arborescentes coetáneas *(Sigillaria, Bothrodendron)*, hacen de estos microfósiles elementos útiles para la estratigrafía.

Por todos los indicios estructurales de las Lepidodendráceas, se puede inferir que estas plantas crecían en ambientes de humedad constante (tanto atmosférica como de los suelos), y que el clima era uniforme, sin marcadas diferencias estacionales. La falta de anillos de crecimiento en el leño secundario y la posición y estructura de los es-

---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 28-32

Figs. 28-32. — 28. *Lepidocarpon lomaxii* Scott. A : aspecto general de un corte de esporofilo ; *a*, membrana del megasporo ; *b*, membrana del esporangio (muy ampliado). B : corte radial del estróbilo mostrando eje vascularizado (St) megasporo (m) y esporofilo ligulado. Carbónico de Gran Bretaña. (De Seward, 1919) ; 29, *Bothrodendron* sp. Aspecto general de la parte externa del tronco, mostrando pulvínulos espaciados con el haz vascular interno rodeado por dos parienos, y una lígula en la parte superior. Tamaño natural ; 30, *Sigillaria* sp. Aspecto general de dos pulvínulos exagonales, mostrando cada uno el haz vascular central y los dos parienos laterales. Algo ampliado ; 31, *Sigillariopsis cordata* Reed. Carbónico, U.S.A. Corte transversal de hoja mostrando dos haces vasculares. 20 aumentos. (Adaptado de Reed, 1941) : 32, *Lycopodiopsis derbyi* Ren. Pérmico Inferior, Gondwana. A : sección transversal de tallo mostrando, por afuera, el cilindro vascular fragmentado y, por adentro, la médula. 10 aumentos. B : parte externa del tallo con pulvínulos que en el centro muestran la marca del haz vascular (tamaño natural). (Adaptado de Kräusel, 1961).



tomas en las hojas, certifican un clima ideal para la evolución de estos vegetales. La asociación de las Lepidodendráceas holárticas con horizontes carbonosos, indica que las plantas vivían en suelos pantanosos o cuencas de profundidad reducida. Los enormes rizomas paracen indicar que los suelos no eran compactos, sino más bien flojos. Llama la atención que las posibles Lepidodendráceas australes no hayan sido formadoras de carbón, y por lo tanto las condiciones ecológicas de estas regiones podrían haber sido diferentes. Este hecho, quizás explicaría las diferencias estructurales que se observan entre las Licópsidas arborescentes gondwánicas y euroamericanas (falta de parichos y lígula).

Familia SIGILLARIACEAE Unger 1842.

Arboles gigantescos, de hasta 30 metros de altura. Tronco recto, simple o dicotomizado apicalmente, llevando largas hojas acintadas, dispuestas helicoidalmente formando densas coronas. Corteza externa no llevaba pulvínulos tan marcados como en las Lepidodendráceas. Las hojas al caer dejaban una marca característica hexagonal a redondeada. Eran liguladas. Los estróbilos eran alargados y se disponían en la base de las coronas foliares.

El rizoma era del tipo *Stigmaria*. Vivieron desde el Carbónico Inferior hasta el Pérmico inclusive. El género típico es:

Sigillaria Brongniart 1822. Corteza lisa o longitudinalmente acanalada. Cicatrices foliares hexagonales o redondeadas, dispuestas sobre las carenas longitudinales del tronco o directamente sobre la corteza lisa. Cicatrices dispuestas en hileras longitudinales, alternándose con las de las hileras vecinas, juntas o algo separadas. Cicatrices foliares con tres marcas, la central correpondiente al haz vacular y las dos laterales a los paricnos. Por encima de la cicatriz foliar se disponía la lígula.

Anatómicamente los troncos son sifonostélicos con protoxilema exarco y metaxilema centrípeto. Cilindro vascular sólido, a veces hendido por radios parenquimáticos (fragmentado). Desarrollaban xilema secundario y una fuerte masa cortical con elementos escleróticos que daban rigidez al tronco. El xilema primario está separado del secundario por una línea ondulada. Hojas *(Sigillariopsis)* lanceolado-alargadas, uni-, raramente 2-nervadas, con márgenes involutos. Lado inferior de la hoja con dos depresiones longitudinales en las que se ubicaban los estomas. En sección, el haz vascular compuesto por xilema y floema se halla rodeado por una herradura de tejido de transfusión. Xilema a veces presentando un doble polo leñoso. (Figs. 30, 31).

La variada disposición y forma de las cicatrices foliares ha permitido la separación de dos subgéneros dentro del género *Sigillaria*, ambos con varias secciones: *Eusigillaria* y *Subsigillaria*. Los aparatos esporíferos se incluyen en el género:

Sigillariostrobus Schimper 1870. Estróbilos alargados y cilíndricos, hasta 30 cm de largo por 4 cm de ancho. Presentan un eje central con esporofilos dispuestos ya sea verticiladamente o en espiral. Esporofilos en su parte proximal horizontales, llevando los esporangios, curvados y agudos distalmente, cubriendo los esporofilos inmediatos. Estróbilos hetero o isosporados. Esporos triletes, con exinas fuertes y esculturadas.

En Argentina se han señalado improntas fragmentarias que presentan cicatrices foliares hexagonales para el Pérmico de Patagonia, que tentativamente fueron referidas al género *Sigillaria*. El género es esencialmente euroamericano.

Familia BOTHRODENDRACEAE Potonié 1899.

Arboles ramificados dicotómicamente con ramas llevando hojas pequeñas, uninervadas, dispuestas helicoidalmente, y en las partes más viejas de las ramas, distanciadas entre sí. Se conocen desde el Devónico Superior hasta el Carbónico Medio.

Bothrodendron Lindley et Hutton 1833. Corteza lisa con espaciadas cicatrices foliares en ramas adultas, más cercanas en ramas jóvenes, dispuestas en espiral, ovaladas y alargadas en sentido transversal; cicatrices foliares con tres marcas, la central correspondiendo al haz vascular, las laterales a los paricnos. Por encima de la cicatriz se disponía la lígula. Hojas pequeñas, uninervadas. (Fig. 29).
Estróbilos *(Bothrostrobus)* estructuralmente similares a los *Lepidostrobus* heterosporados, con esporangios pedunculados. Se conocen prótalos femeninos petrificados que sobresalen de los megasporos, en forma similar a los prótalos de las Selaginelas vivientes.

Familia PLEUROMEIACEAE Potonié 1904.

Pequeños árboles rectos, no ramificados, con hojas lanceolado-alargadas y estróbilos terminales. Vivieron en Eurasia durante el Triásico Inferior y Medio. Se conoce un solo género:

Pleuromeia Corda 1852. Caules erectos, de 1 a 2 m de alto por 10 cm de diámetro, probablemente con crecimiento secundario

en espesor. Base ensanchada, formando lóbulos en los cuales nacían numerosos apéndices que eran simples o dicotomizados. Corteza lisa, llevando cicatrices foliares y hojas en inserción helicoidal. Cicatrices foliares elípticas, transversalmente alargadas, mostrando marcas de un cordón vascular central y dos paricnos laterales; por encima se disponía una lígula. Hojas de hasta 10 cm de largo, alargado-lanceoladas. Estróbilos terminales, heterosporados, elipsoidales a ovalados, con un eje central que llevaba en inserción espiralada esporofilos ovalados a cuneiformes, dispuestos en forma compacta, que llevaban esporangios en su superficie superior hundidos en una foseta. Megasporangios ubicados en la base de los estróbilos y microsporangios en la parte distal. Micro y megasporos triletes. (Fig. 34).

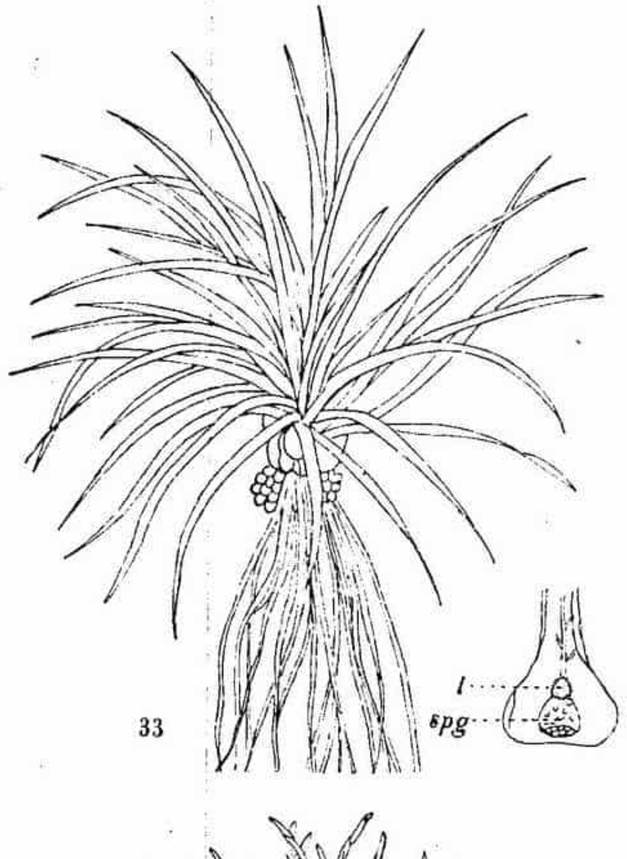
Orden LEPIDOCARPALES

Incluye una sola familia, LEPIDOCARPACEAE Hirmer 1927. Sólo se conocen petrificaciones de estróbilos con esporofilos que envainaban totalmente los esporangios, y que representaban un estadío más evolutivo en comparación con los estróbilos de las Lepidodendráceas. Algunos autores incluyen esta familia dentro del orden Lepidodendrales. Vivieron exclusivamente en el Carbónico (Europa y EE. UU.). Se conocen dos géneros; el típico es:

Lepidocarpon Scott 1901. Estróbilos heterosporados con un eje central llevando en disposición helicoidal mega y microsporofilos. Megasporangios con una tetrada de megasporos, de los cuales uno se desarrollaba. Gametofito femenino desarrollándose dentro del megasporangio, el cual estaba envainado por el esporofilo que distalmente presentaba una abertura. Micro y megasporos triletes. Megasporos fuertemente alargados en sentido polar. (Lám. VI, fig. 4; fig. 28).

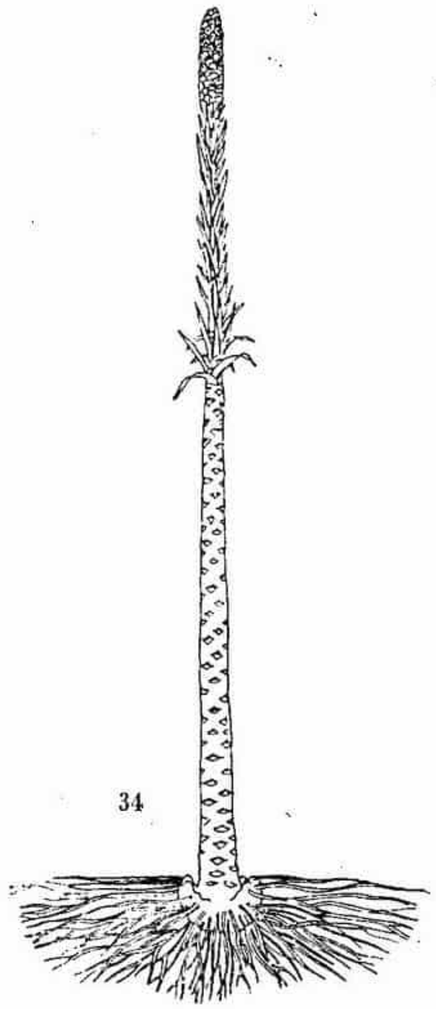
LEYENDA DE LAS FIGURAS 33-36

Figs. 33-36. — Aspecto general de *Isoetes* sp. (viviente), con un detalle de la base del esporofilo (reducido); *l*: lígula; *spg*: esporangio, cubierto parcialmente por un velo). (Adaptado de Seward, 1919); 34, *Pleuromeia sternbergii* (Munster) Corda. Reconstrucción de la planta. Triásico de Europa (reducido). (Adaptado de Magadefrau, 1931); 35, *Psilotum triquetrum*, (reducido). Aspecto general de la planta y detalle de los esporangios; 36, *Nathorstiana arborea* Richter, Cretácico, Europa. Reconstrucción de la planta (adaptado de Magdefau, 1956).

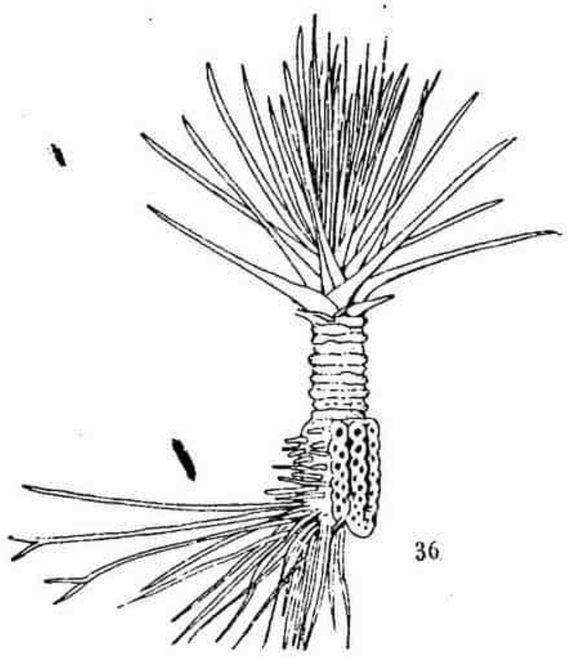


33

35



34



36

El tipo peculiar de esporofilo que llega a proteger íntegramente los esporangios se compara en general con el tegumento de los vegetales superiores; el orificio que dejaba abierto distalmente el megasporofilo, es asimismo comparado a un rudimento de micropila. Indudablemente, este tipo de protección es un rasgo morfológico avanzado y ubica a estas plantas en un escalón evolutivo más alto que el resto de las Licópsidas.

Se conoce otro género, *Achlamydocarpon* Schumacker-Lambry (1966) con megasporangios no tegumentados, de paredes muy espesas, pero con megasporofilos especializados (Carbónico Superior de Europa).

Orden ISOETALES

Incluye una sola familia. *Isoetaceae* Rich 1805, que tiene varios géneros fósiles y vivientes. Son plantas pequeñas, heterosporadas, con crecimiento secundario en espesor pero de caule muy reducido (de naturaleza directamente estrobilar en el género viviente *Isoetes*); basalmente llevan rizomas lobulados con largos rizoides dicotomizados. Parte aérea llevando hojas alargadas en compactas espirales (directamente esporofilos en *Isoetes*). Esporofilos ligulados con esporangios sumergidos en una cavidad, cumpliendo funciones fotosintéticas, con un haz conductor acompañado de canales aerenquimáticos tabulados (fig. 33). Micro y megasporos triletes. Vivieron a partir del Cretácico Inferior. El representante más antiguo, *Nathorstiana* Richter, es del Cretácico Inferior de Sajonia, y presentaba aún el caule alargado de hasta 10 cm de alto (fig. 36). *Isoetopsis* Saporta, vivió desde el Cretácico Inferior hasta el Eoceno; tenía un caule desarrollado, aunque más reducido, con numerosas hojas acintadas en disposición helicoidal. Actualmente viven los géneros *Isoetes* con muchas especies, y *Stylites*. Este último género fue recientemente descubierto a más de 4000 metros de altura en los Andes de Perú. Este vegetal representa un estadío morfológico intermedio entre los representantes mesozoico-terciarios e *Isoetes*. Tiene una parte subterránea dicotomizada 2-3 veces; de las últimas dicotomías nacen los apéndices o rizoides.

LICOPSIDAS DE POSICION SISTEMATICA INCIERTA

Existen numerosos géneros presumiblemente pertenecientes a esta clase, que no tienen una ubicación sistemática más precisa. Nos interesa particularmente:

Haplostigma Seward 1932. Tallos de hasta 5 cm de ancho, cubiertos por cicatrices foliares compactas, dispuestas en una espiral de ángulo pequeño (pseudoverticilados) y con una seriación vertical marcada. Las cicatrices foliares son transversalmente ovales o circulares. Las hojas eran espiniformes. Devónico. Especies argentinas: *Haplostigma furquei* Frenguelli, San Juan, Devónico Medio.

EVOLUCION MORFOLOGICA EN LAS LEPIDODENDRALES E ISOETALES

Ciertos órdenes de licópsidas no han experimentado cambios morfológicos sustanciales a través de los distintos períodos geológicos. Tal es el caso de las Lycopodiales y de las Selaginellales. Pero es evidente que en otros grupos, han acaecido cambios fundamentales.

A partir de las Lepidodendrales paleozoicas, en sucesivas etapas geológicas, los representantes de este orden y luego, de las Isoetales, sufrieron una progresiva variación hasta culminar con los representantes vivientes de este último orden. De esta manera, es posible vincular estos órdenes a través de una secuencia o serie filética. Para poder definir los cambios que se producen en la morfología de las Licópsidas en estos dos órdenes, establezcamos una serie de géneros que vivieron en sucesivas etapas geológicas: *Lepidodendron* (Carbónico), *Pleuromeia* (Triásico), *Nathorstiana* (Cretácico), *Stylites* (actual, relicto) e *Isoetes* (actual). Veamos como han evolucionado las distintas partes de estas plantas efectuando la comparación de su morfología.

Rizomas. A partir de las gigantescas *Stigmariae* con sistema dicotomizado, notamos una paulatina reducción en las formas lobuladas (pero dicótomas) del Triásico, Cretácico y las actuales. En *Stylites* aún tenemos un rizoma dicotomizado varias veces. Los apéndices ("o raíces") se mantienen simples o llegan a dicotomizarse.

Troncos. A partir de los gigantescos árboles, ramificados dicotómicamente y formando espesas copas, notamos una reducción en la ramifi-

cación, que prácticamente desaparece en el Triásico. La talla arborescente decrece y ya en el Cretácico la parte erecta alcanza a tener escasamente 10 cm. La máxima reducción se observa en *Isoetes*, que no tiene un verdadero caule y sus hojas se agrupan directamente sobre el rizoma siendo todas fértiles. Prácticamente el vegetal está reducido a una especie de estróbilo montado sobre un rizoma, y los esporofilos cumplen con la doble función de hojas y sostén de esporangios. La presencia de un incipiente crecimiento secundario en espesor en los haces, es evidentemente un carácter relictual.

Estróbilos. Mantienen una posición terminal en los representantes mesozoicos y cenozoicos. Siempre son heterosporados y no varían mucho en cuanto a tamaño y la disposición, siempre helicoidal, de los esporofilos. A partir del Triásico, los esporangios suelen estar hundidos en distinto grado en el limbo del esporofilo. Exceptuando las Lepidocarpáceas, esta es la máxima protección que desarrollan los esporofilos en las licópsidas. Los mega y microsporos son siempres triletes y la ubicación de los megasporangios y microsporangios es la misma dentro de los estróbilos.

Lamentablemente no podemos efectuar comparaciones en cuanto a las variaciones que experimentó el sistema conductor de estos vegetales. La presencia de canales aerenquimáticos en *Isoetes*, es también un carácter ancestral y estaría vinculado al habitat de estos vegetales (*Lepidodendron* e *Isoetes* han vivido y viven en pantanos, zonas lacustres o costaneras).

Un hecho salta a la vista con estas comparaciones: un paulatino y progresivo *proceso de reducción* se operó en este grupo sobre el aparato vegetativo de sostén.

Clase **PSILOTOPSIDA**

Esta clase comprende un único orden, Psilotales, con dos familias: Psilotaceae y Tmesipteridaceae, representadas cada una de ellas por un solo género, *Psilotum* y *Tmesipteris*, respectivamente. No se conocen representantes fósiles.

Psilotum posee un gametofito bisexuado, en forma de pequeño rizoma que está vascularizado. El esporofito, es un rizoma dicótomo que lleva tallitos que también se dicotomizan y tiene pequeñas hojas escuamiformes sin cordón vascular definido. Los esporangios son brevemente pedunculados, terminales a laterales, formando sinangios de 3 esporangios, con dehiscencia apical; son isosporados y eusporangiados (Fig. 35). Anatómicamente, los rizomas poseen un haz bi o tripolar; los tallos, tienen en cambio una actinostela parecida a la de *Asteroxylon*, con protoxilema exarco, a veces mesarco, y en el centro de la estela, esclerénquima fibroso.

Por el aspecto general de la planta, y por su estructura anatómica primitiva, *Psilotum* parecería tener vinculaciones con las Psilofitales devónicas. Llama sin embargo la atención, la falta de registro de formas semejantes durante el lapso Devónico-actual.

Clase **SPHENOPSIDA**

También conocida con los nombres de Articuladas o Artrópsidas, se caracteriza fundamentalmente por la típica articulación de sus troncos, tallos y ramas que presentan sucesivamente nudos y entrenudos, y por la disposición verticilada de distintos órganos.

Actualmente, las Sfenópsidas se hallan representadas por un único género, *Equisetum*, que tiene varias decenas de especies, restringidas generalmente a ambientes de bordes de cuencas (lagunas, pantanos, ríos, etc.) o a praderas y bosques muy húmedos. Son por lo tanto de un *habitat* particular. Por los datos de la Paleoecología, sabemos también que las Articuladas fósiles eran en general plantas de ámbientes palustres o de zonas pantanosas; o sea de que el factor agua es y era importante en relación con ellas. Esto hace que las paleofacies relacionadas con las Articuladas tengan como representantes en general dominantes, sino exclusivos, a las mismas; debido a ello, estos vegetales pueden ser importantes en Palcoecología.

En el pasado geológico, las Articuladas estuvieron muy bien representadas a partir del Período Devónico en que aparecieron. Especialmente dominaron con formas herbáceas y arborescentes durante el Paleozoico Superior.

Por sus características morfológicas y anatómicas, difieren notoriamente de todas las demás pteridofitas (salvo quizás los representantes más primitivos del Devónico que tienen algunos caracteres psilofitoides) ; constituyen un tronco filético independiente ya a partir del Carbónico, pero su origen aún está poco estudiado debido a la falta de material convenientemente preservado. Ciertos autores se inclinan sin embargo a emparentarlas con las Psilofitales.

La articulación de los tallos y la disposición verticilada de los órganos es común a la mayor parte de las Sfenópsidas. Estructuralmente, sin embargo, en el Paleozoico Superior se reconocen dos tipos diferentes de tallos. El primero, de las Sfenofillales, de diámetro reducido, tenía los elementos conductores dispuestos en el centro, formando una protostela triangular. El segundo grupo, las Calamitales y Equisetales, tanto arborescentes como herbáceas, presentaba una zona central con una médula hueca o parenquimática; o sea que era sifonostélico. La particular disposición de los elementos conductores que se agrupan en sectores definidos se considera como un rudimento de eustela, que ciertos autores denominan artrostela.

Las hojas siempre eran verticiladas (salvo en los representantes más antiguos), y podían ser multinervadas (Sfenofillales) o uninervadas (Calamitales y Equisetales). Las estructuras fértiles se disponían sobre ejes que llevaban en diposición verticilada esporofilos modificados, llamados esporangióforos; el conjunto constituía verdaderas espigas, y en los casos de disposición compacta de los esporofilos, estróbilos. Los esporos en algunos casos eran heterosporados, pero en general fueron isosporados. En los representantes vivientes los esporos presentan unos procesos llamados elaterios que asisten en la dispersión; la isosporía, sin embargo, es solamente morfológica, por cuanto ciertos esporos producen prótalos masculinos y otros producen prótalos femeninos.

La disposición verticilada de los órganos es un carácter morfológico que no responde a la citología de los meristemas apicales. Comparando con otra planta verticilada, *Chara*, tenemos que en ésta la célula meristemática apical se divide en un solo sentido formando discos que originan nudos y entrenudos en sucesión; las zonas nodales no tienen crecimiento vertical posterior, sino que se desarrollan lateralmente (dando origen a los órganos verticilados), mientras que las zonas internodales tienen un crecimiento vertical notable. Citológicamente, este es un verdadero verticilo. En *Equisetum* en cambio (y con toda probabilidad en las Equisetales fósiles por extensión), la calota meristemática apical se divide por oscilación pendular continua y rítmica del eje de división. En poco espacio hay numerosas divisiones; de estas divisiones nacen los apéndices del vegetal que al alargarse lateralmente aparecen como estructuras verticiladas. De tal manera, en las Articuladas se forman pseudoverticilos.

Las Sfenópsidas aparecen en el Período Devónico y tienen una gran

diversificación durante el Período Carbónico, que marca su acmé; durante el Pérmico y aún en el Triásico, son importantes en las asociaciones paleoflorísticas, pero posteriormente van mermando y llegan hasta la actualidad con un solo género. Hay una notoria coincidencia con las Licópsidas en cuanto al momento de la evolución explosiva del grupo que se produce durante el Período Carbónico.

En esta clase reconocemos los siguientes órdenes:

1) *Hyeniales* (o *Protoarticulatales*), que son exclusivas del Devónico Medio a Superior.
2) *Sphenophyllales*, que aparecen en el Devónico Superior y se extinguen en el Pérmico Medio a Superior.
3) *Calamitales*, que aparecen en el Devónico Superior y se extinguen probablemente en el Jurásico Inferior (incluyendo aquí el género *Neocalamites*, con probable crecimiento secundario en espesor).
4) *Equisetales*, que aparecen en el Carbónico y perduran hasta la actualidad.

Orden HYENIALES

También llamado *Protoarticulatales*, es exclusivo del Devónico. Tiene una sola familia:

HYENIACEAE Hirmer 1927. Son plantas herbáceas con un tallo rastrero del cual se yerguen tallitos simples o dicótomos que llevan hojas rudimentarias y esporofilos en disposición verticilada o helicoidal. No hay evidente articulación en los tallos.

Hasta hace poco tiempo dentro de esta familia se incluía el género *Calamophyton* del Devónico, que presentaba tallos aparentemente articulados. Sin embargo, se demostró que tales articulaciones eran en realidad fisuras, producto de fosilización. Asimismo, la estructura interna de estas plantas, ahora mejor conocida, permite separarlas de las Articuladas (Leclercq y Schweitzer 1965). Por lo tanto, reconocemos sólo un género dentro de la familia:

Hyenia Nathorst, 1915. Plantas herbáceas, de hasta 20 cm de alto con un tallo rastrero de unos 2 cm de diámetro que lleva ramas simples o dicotomizadas, de 2-3 cm de diámetro. Hojas en la parte superior de las ramas dispuestas en verticilos, y en

la parte basal, helicoidalmente. Carenas longitudinales a veces visibles. Verticilos de hasta 6 hojas que tienen hasta 2.5 cm de largo, profundamente divididas en forma dicótoma produciendo segmentos lineales. Estructuras fértiles en forma y disposición semejando a las estériles; cada segmento distal de los esporofilos se halla incurvado y lleva 2 a 3 esporangios. Esporos y estructura anatómica de los tallos desconocidos. (Fig. 37).

En la Argentina, Frenguelli (1954) ha descripto una especie de este género, *H. argentina*, para el Devónico de San Juan, pero es un material dudoso (véase pág. 61).

También en estratos devónicos superiores y eocarbónicos del Hemisferio Norte se han encontrado vegetales articulados referidos al género *Pseudobornia*, el cual, según algunos autores, representa un orden, las *Pseudoborniales*.

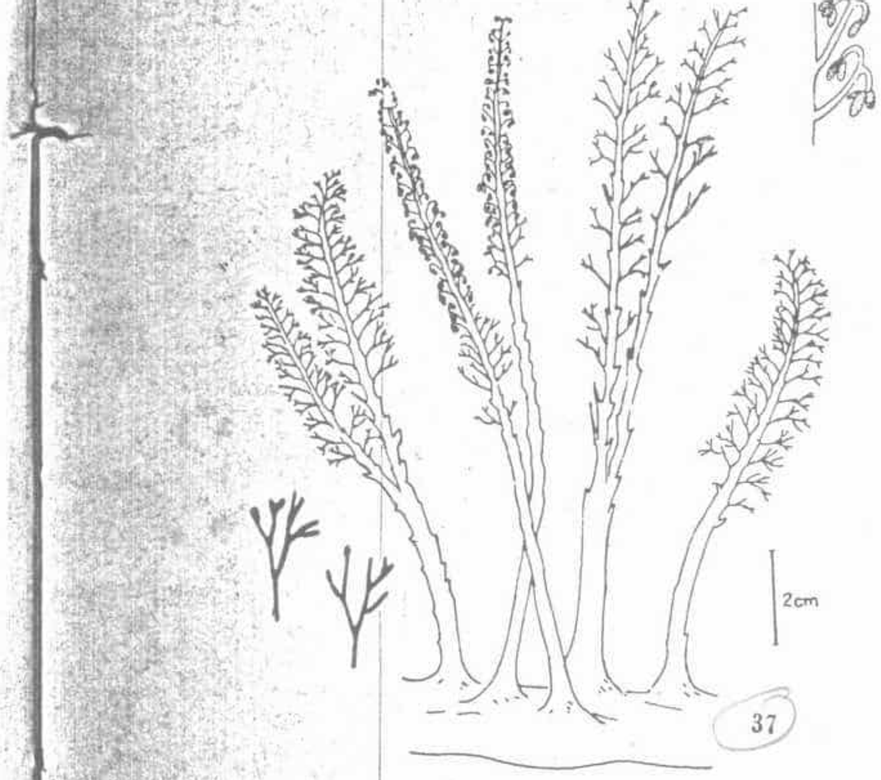
Pseudobornia Nathorst 1894. Tallitos de 6-7 cm de diámetro, con nudos y entrenudos, éstos acanalados longitudinalmente; tallitos insertos en rizomas de hasta 4 cm de diámetro. Hojas dispuestas en verticilos en número de 4, hasta 8 cm de largo, divididas hasta 2 veces de manera dicotómica; segmentos profundamente laciniados, semejando plumas. Estructuras fértiles estrobiliformes, con largos ejes que llevan verticilos de esporofilos alternados con verticilos de hojas estériles. Esporofilos cortos, llevando esporangios piriformes. No se conocen los esporos ni tampoco la estructura anatómica de los tallos. (Fig. 38).

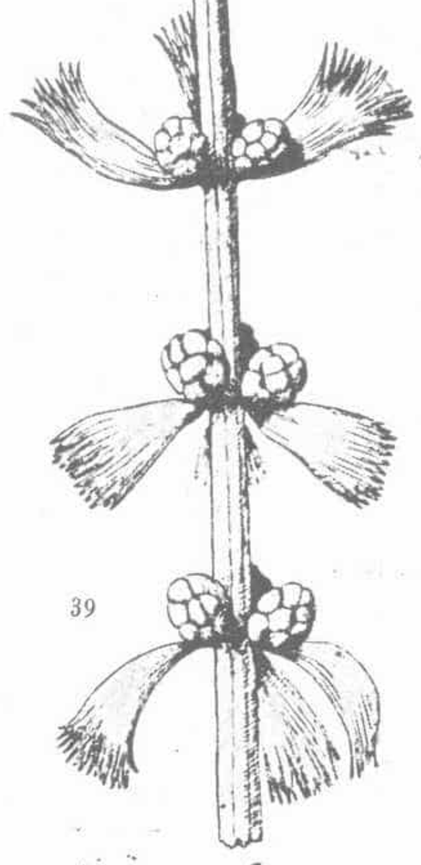
Orden SPHENOPHYLLALES

Los vegetales que integran este orden se conocen muy bien en base a petrificaciones, compresiones e impresiones halladas prácticamente en todo el mundo. Son exclusivamente paleozoicos y aparecieron en el Devónico Superior, extinguiéndose hacia el ocaso del Período Pérmico. Las referencias de su existencia en el Triásico son aún dudosas.

En Argentina sólo conocemos impresiones halladas en varias localidades del Pérmico Inferior.

Las Sphenophyllales eran herbáceas, con delicados tallitos de longitud considerable. Probablemente eran de hábito rastrero o bien trepadoras (el hallazgo de espinas en una especie de *Sphenophyllum* y la presencia de posibles raíces adventicias en los nudos de otras, parecería indicar este tipo de hábito). La familia mejor caracterizada es:





Figs. 37-40. — 37, Reconstrucción de *Hyenia elegans* Kr. et Weyl. Devónico de Europa. Aspe general con detalles de hojas y esporangios (adaptado de Kräusel y Weyland, 1926, 1932); *Pseudobornia ursina* Nathorst. Devónico de Europa. Tallo con dos nudos en los que insertan verticilos foliares. Ca. 1/3. (De Nathorst, 1902); 39, *Tristachya crockensis* Remy. Pér co Inferior de Europa. Reconstrucción de una rama fértil. ca. 1.5 × (De Remy y Remy, 196 40, *Sphenophyllostachys aquensis* (Remy). Carbónico de Europa. A: sección ideal de u rama fértil; B: reconstrucción de rama fértil. (según Remy, 1955).

SPHENOPHYLLACEAE Potonié 1897. Se conocen todas las partes de la planta. El principal representante es:

Sphenophyllum Bgt. 1828. Tallos rastreros, largos, monopodiales, con claros sectores nodales e internodales, con marcadas carenas y valéculas externas, continuas a través de los nudos; en los nudos se insertaban verticilos formados por 3 o más hojas (siempre en múltiplos de 3). Hojas de variado desarrollo, desde lineares o profundamente laciniadas, hasta de amplios limbos plurinervados (venación dicotómica), cuneiformes, de varios centímetros de longitud y márgenes enteros, crenulados o laciniados.

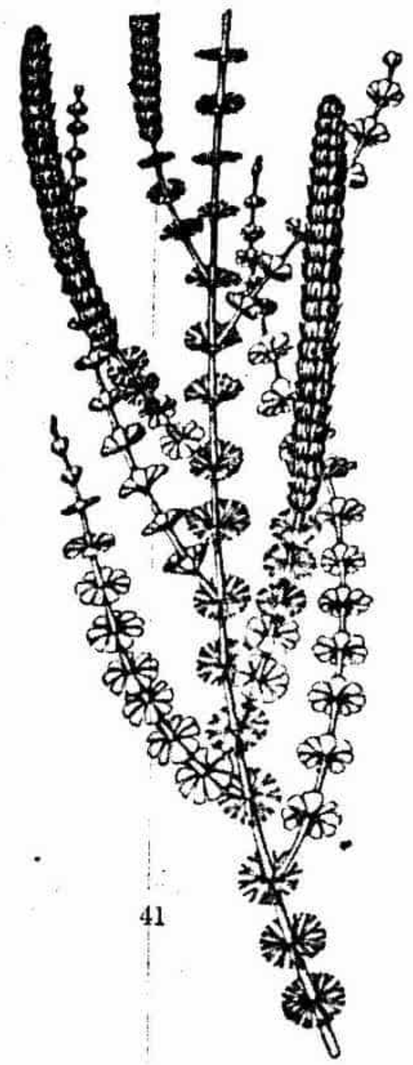
Anatómicamente los tallos eran protostélicos (actinostélicos) con 3 grupos protoxilemáticos exarcos, con metaxilema centrípeto ocupando el centro de la estela, formando un triángulo de leño primario. La actividad cambial desarrollaba xilema centrífugo (y también secundario) con traquéidas de un diámetro considerable, mientras que hacia afuera de los polos leñosos primarios (vértices de los triángulos) el xilema centrífugo desarrollaba traquéidas de un diámetro algo menor; este xilema quedaba diferenciado en forma de haces radiales dentro de la estela. Las traquéidas más desarrolladas presentaban punteaduras tanto en las paredes radiales como en las tangenciales. Dentro del leño se presentaban células parenquimáticas alargadas tanto en sentido longitudinal como radial, intercaladas entre las traquéidas. Por fuera del xilema se desarrollaba un floema con células largas y perforadas. La corteza variaba en su desarrollo y presentaba externamente una capa esclerenquimática que le daba rigidez al tallo. (Lám. VI, figs. 2, 5; Lám. VII, fig. 2; figs. 41, 42).

El aparato fértil *(Sphenophyllostachys)* era en forma de largos estróbilos, con un eje central que tenía la misma estructura interna que los tallitos, llevando verticilos de esporofilos, con una parte basal estéril (brácteas) de hojas escuamiformes con un ápice curvado hacia arriba, y una parte superior fértil, el esporangióforo, simple o ramificado, que llevaba

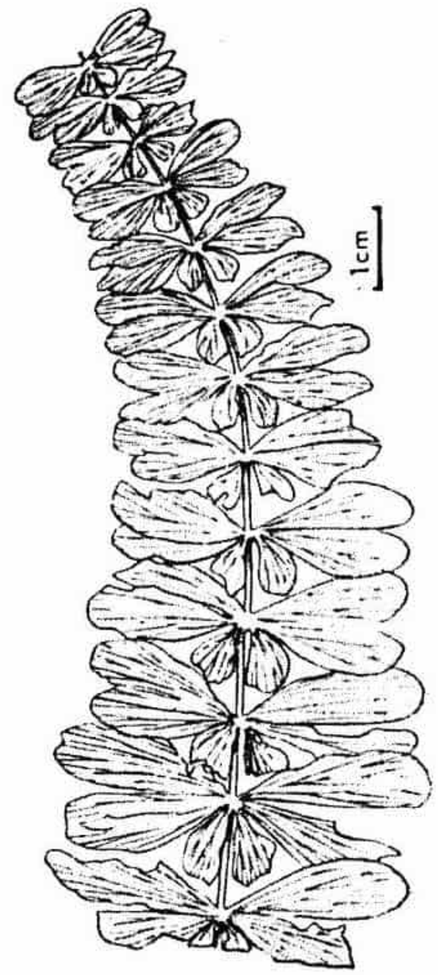
---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 41-43

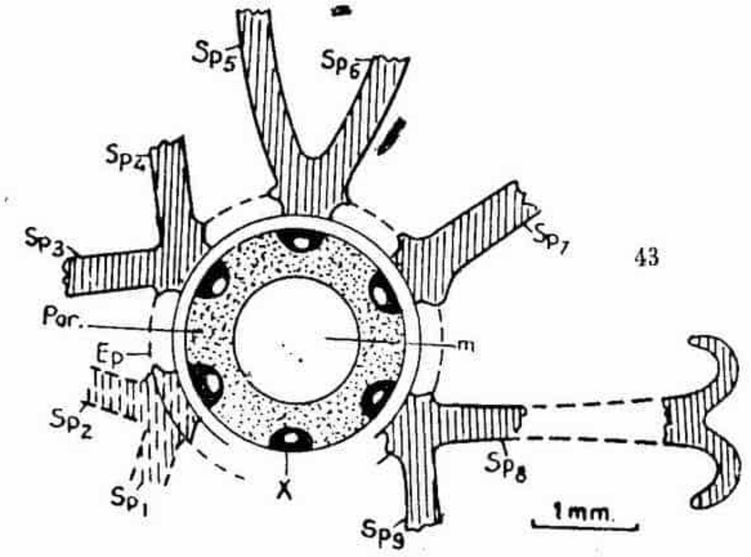
Figs. 41-43. — 41, *Sphenophyllum cuneifolium* (Stb.) Zeiller. Carbónico de Europa y USA. Aspecto general de la planta con algunos estróbilos (según Wettstein). Algo reducido; 42, *Sphenophyllum speciosum* (Royle) McClelland. Pérmico del Gondwana (Según Feistmantel, 1876); 43. *Protocalamostachys arranensis* Walton. Carbónico de G. Bretaña. Esquema de un corte transversal del eje del estróbilo. *Ep*: epidermis; *par*: parénquima medular; *m*: médula; *sp*: espongióforos; *x*: haces de xilema con lagunas (De Walton, 1949).



41



42



43

uno o dos esporangios ovales en el extremo. Los esporos eran isosporados (salvo una excepción), de exinas lisas hasta espinosas. Carbónico-Pérmico (Devónico ?). Cosmopolita. (Fig. 40).

Especies argentinas:

1) *Sphenophyllum* cf. *cuneifolium* (Sternb.) Zeiller, Pérmico, Chubut.
2) *S.* cf. *oblongifolium* (Germ. et Kaulf.) Unger, Pérmico, Chubut.
3) *S. speciosum* (Royle) Zeill., Pérmico, Santa Cruz.
4) *S. thoni* Mahr, Pérmico, Santa Cruz.

Existe una notable variación en cuanto a las fructificaciones de *Sphenophyllostachys*. Para algunas se estableció el nombre genérico de *Bowmanites;* son básicamente similares a las descriptas, pero tienen en las extremidades de los eporangióforos un par de esporangios a cada lado, adosados a una especie de escudo ubicado normalmente al eje del mismo.

En ciertas especies de *Sphenophyllum* no había una estructura tan compleja y los esporangios se insertaban directamente sobre las hojas de los verticilos mediante un corto pedúnculo. Una especie, *S. verticillatum*, es heterosporada. Otra especie, *S. insigne* Will., del Carbónico Inferior tiene importancia en cuanto al xilema primario, que en los tres polos leñosos presenta canales longitudinales rudimentarios (como los canales carenales de las Articuladas más avanzadas). Estos canales, con cada emisión foliar se partían de acuerdo al número de hojas del verticilo.

En Argentina conocemos 4 especies de *Sphenophyllum*, todas del Pérmico Inferior de Santa Cruz, Chubut y San Luis. *S. speciosum* (Royle), presenta verticilos de 6 hojas, dos de ellas más cortas (este carácter fue usado por ciertos autores para establecer un género distinto, *Trizygia*). Esta especie es de distribución paleogeográfica gondwánica, aunque formas similares se conocen de la Región Cataysica. Las otras tres especies, también se encuentran en tafofloras nórdicas. De ellas, la más característica es *S. thoni* Mahr, que tiene verticilos de 6 hojas cuneiformes, grandes (hasta varios centímetros de longitud), con una venación densa y dicotómica. Los márgenes distales pueden ser enteros, crenulados y aún fuertemente laciniados. Este material es conocido sólo por impresiones.

En el Carbónico Inferior de Escocia, se describieron petrificaciones de estróbilos que fueron atribuidos a una familia diferente, aunque emparentada a las Sphenophyllaceae, por la disposición verticilada de los esporofilos. Es una familia monotípica (Cheirostrobaceae) y se basa en el género:

Cheirostrobus Scott 1897. Estróbilos isosporados con un eje central protostélico del cual salían cordones xilemáticos que se bifurcaban de tal manera que una rama iba a las brácteas estériles y otra a los esporangióforos distalmente peltados, que llevaban 4 esporangios. Las brácteas estériles presentaban en sus extremos una especie de quilla y una extensión laminar protuberante que cubría la bráctea supraestante. Los esporos eran triletes, lisos y globosos.

La familia *Tristachyaceae* con el género *Tristachya* Lilpop 1953, tiene verticilos foliares del tipo *Sphenophyllum*, pero presenta conos formados por verticilos de brácteas estériles en cuyas axilas se ubican conos secundarios constituidos únicamente por verticilos de esporangióforos que tienen extremos peltados en los que se ubican los esporangios (fig. 39). Este género europeo vivió durante el Carbónico más alto y el Pérmico Inferior.

Orden CALAMITALES

Este orden está constituido por vegetales totalmente extintos que vivieron desde el Devónico Superior hasta el Jurásico Medio. Durante el Período Carbónico y el Pérmico Inferior, las Calamitales integraban masivamente las asociaciones paleoflorísticas en todo el mundo.

La sistemática de este grupo no ha sido uniformemente desarrollada. En este libro seguiremos los lineamientos clásicos y trataremos con preferencia aquellos géneros que se conocen en base a fósiles bien preservados y relativamente completos (tallos, hojas, fructificaciones). Reconoceremos de tal manera dos familias, las Archaeocalamitaceae y las Calamitaceae [1].

[1] En el tratado de Paleobotánica editado por Tajtadjzhan (1963) el tratamiento sistemático varía fundamentalmente. Las Archaeocalamitaceae representan un orden, mientras que las Calamitaceae integran, a nivel de familia, el orden Equisetales.

Familia ARCHAEOCALAMITACEAE Stur 1875.

Vivió desde el Devónico Superior hasta el Carbónico Inferior. Estos vegetales alcanzaban a ser arborescentes, y sus tallos articulados presentaban carenas y valéculas longitudinales que eran continuas al atravesar los nudos. Eran poco ramificados y las hojas, que se disponían en verticilo, estaban repetidamente dicotomizadas. Las estructuras fértiles se disponían sobre las ramas en los entrenudos, alternándose con verticilos de hojas estériles; formaban grupos de esporangióforos peltados. El género típico de la familia es:

Archaeocalamites Stur 1875. Plantas arborescentes con pocas ramas en los nudos. Carenas generalmente anchas, continuas al pasar por los nudos. Hojas dispuesta en verticilos, una por carena, largas, hasta 3 veces dicotomizadas, en sus extremos casi filiformes. Esporofilos (esporangióforos) dispuestos distalmente sobre las ramas fértiles en los entrenudos, alternándose con los verticilos foliares, ubicados en forma compacta sobre las carenas, en número variable de 4-10. Esporangióforos compuestos por un eje distalmente peltado, llevando 4 esporangios. Esporos de contorno circular, triletes y lisos.

Anatómicamente, los troncos presentaban una médula parenquimática que se reabsorbía en las partes adultas, con una serie de polos protoxilemáticos en su periferia, que también se reabsorbían durante la madurez, originando canales carenales. Tenían un importante desarrollo de metaxilema centrípeto y centrífugo, y también leño secundario centrífugo. Entre los grupos xilemáticos, se disponían radios medulares que conectaban la médula con la parte externa de la planta. Las traquéidas eran desde escalariformes hasta punteadas (Figs. 45, 46).

En esta familia suelen incluirse algunos géneros de articuladas que presentan rasgos estructurales considerados primitivos. Así por ejemplo, el género *Protocalamites* que tiene un apreciable desarrollo de metaxilema centrípeto, pero que en cambio presenta alternancia de carenas al pasar éstas por los nudos. Este carácter de continuidad o alternancia de carenas puede incluso presentarse en un mismo individuo. Tales impresiones suelen ubicarse en el género *Mesocalamites* (para algunos autores, subgénero *Mesocalamites* del género *Calamites*).

Una interesante petrificación ha sido descripta por Walton (1949) para estratos Carbónicos de G. Bretaña, en yacimientos donde en asociación se conocen troncos de *Protocalamites* Scott. Este género, *Protocalamostachys*, según este autor probablemente representa la fructificación de *Protocalamites*.

Protocalamostachys Walton 1949. Ejes con una zona medular vacía (reabsorbida) rodeada por 7 grupos xilemáticos con esbozos de xilema primario centrípeto y xilema centrífugo. Radialmente sobre el eje se disponían esporangióforos simples o bifurcados distalmente, que llevaban esporangios. (Fig. 43).

De no haberse encontrado los espogangióforos, estos ejes responderían exactamente por su estructura a los tallos de *Archaeocalamites*.

Es muy frecuente hallar en los sedimentos moldes internos de las cavidades medulares. En la parte superficial de estos moldes, aparecen marcadas numerosas carenas y valéculas longitudinales que corresponden a los haces vasculares. No necesariamente el número de estas carenas internas se corresponde a las carenas externas de la planta. Algunas articuladas presentan superficies externas casi lisas, o con carenas muy poco marcadas, que en número pueden ser mucho menores que las carenas medulares. Estos moldes, suelen asimismo presentar claras divisiones o diafragmas nodales que atraviesan transversalmente los tallos. Para restos de estos moldes, que presentan claramente marcada la tabicación transversal y que muestran continuidad de las carenas al pasar por los sectores nodales, se usa el nombre genérico de *Paracalamites*; se conocen desde el Carbónico Inferior hasta el Triásico Inferior.

Familia CALAMITACEAE Unger 1842.

Los representantes de esta familia eran arborescentes. Alcanzaban a medir hasta 10 metros de alto. Eran plantas con fuertes rizomas postrados, provistos de verdaderos rizoides, con una parte erecta, aérea, que podía presentar desde pocas ramificaciones en su base, hasta varias ramas por nudo. Las hojas se disponían en verticilo y eran libres hasta la base y uninervadas. Según la forma se reconocen varios géneros: hojas acintadas y largas, se denominan *Asterophyllites*; hojas lanceoladas, más cortas e isomórficas, *Annularia;* lanceoladas pero heteromorfas, *Lobatannularia* (género exclusivamente del Pérmico de Asia). Las estructuras fértiles constituían verdaderos estróbilos compactos, iso y heterosporados. Poseían crecimiento secundario en espesor. Vivieron desde el Carbónico Inferior hasta el Pérmico Medio. Un género que quizás pueda asimilarse a esta familia, vivió durante el Triásico hasta el Jurásico Medio. en cuyo caso, el biocrón de la familia se extendería hasta esa época.

Calamites Suckow, 1784. Troncos gruesos, columnares, altos, lisos o con suaves carenas externas; carenas alternas al pasar por los nudos. Ramificación desde escasa hasta muy abundante. Verticilos foliares compuestos por numerosas hojas acintadas, lanceoladas, uninervadas y libres hasta la base.

Anatómicamente presentan una amplia médula que en los nudos formaba tabiques transversales llamados diafragmas nodales. Cilindro vascular con un xilema primario endarco (cuando reabsorbido formando canales carenales longitudinales) separado por parénquima en grupos perimedulares. Xilema secundario desarrollado, hendido radialmente por radios medulares, formando hileras radiales de traquéidas bien definidas. Traquéidas desde anulares hasta punteadas. Floema compuesto por elementos cribosos, con cribas en las paredes laterales de las células. Periderma fuertemente desarrollado. Rizomas de estructura similar a los troncos, con médula y periderma. Raíces más pequeñas actinostélicas, con xilema exarco. (Lám. VII, fig. 1; figs. 44, 47).

Estructuras fértiles estrobiliformes *(Calamostachys)* con un eje central articulado que llevaba verticilos de hojas algo modificadas y entre los nudos, esporangióforos perpendiculares, distalmente peltados, con 4 esporangios. Esporos de contorno circular, lisos y triletes. (Fig. 49).

Una especie de estróbilo, *Calamostachys casheana* es heterosporada. Estróbilos del mismo tipo pero con esporangióforos axilares sobre las brácteas estériles, se denominan *Palaeostachya.*

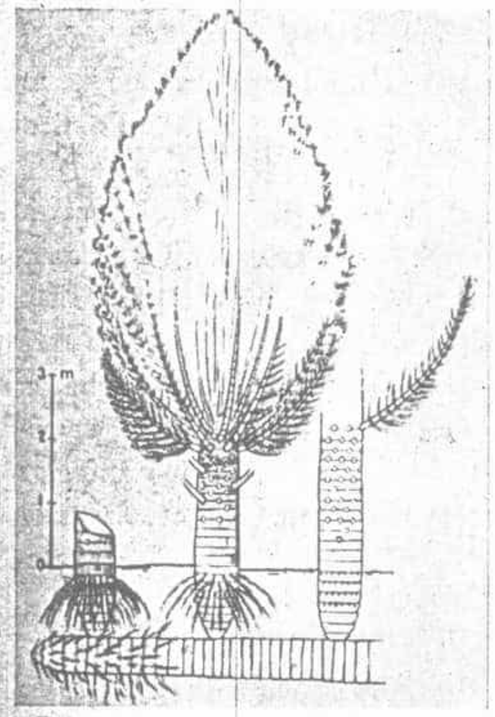
Se conocen muchas especies de *Calamites* en todo el mundo, y algunas de ellas en forma completa, con sus troncos, estróbilos y hojas.

De tal manera, este género es natural. Mas cuando hallamos partes sueltas de estas plantas, aún utilizamos nombres organogenéricos para

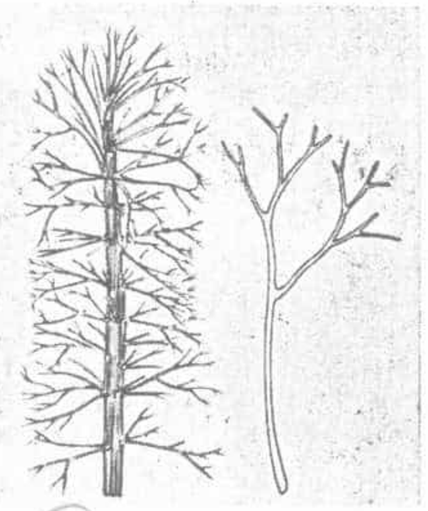
---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 44-49

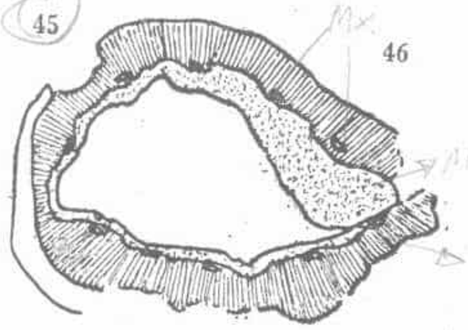
Figs. 44-49. — 44, *Calamites* sp. Aspecto general de la planta (De Boureau, 1964); 45, *Archaeocalamites radiatus* Bgt. Carbónico de Europa. Aspecto de una rama llevando verticilos foliares, con detalle de hojas bifurcadas (derecha). (Según Stur, 1875); 46, *Arhaeocalamites radiatus* Bgt. ca. tamaño natural. Esquema de la sección transversal de tallo mostrando parte de la médula conservada y el xilema (de Hirmer, 1927); 47, *Calamites huerfanoensis* Arnold. Carbónico de USA. Esquema de un corte transversal. *m*: médula; *x*: xilema; *c*: corteza. (adaptado de Boureau, 1964); 48, *Annularia kurtzii* Arch. Pérmico Inferior, Santa Cruz. Algo disminuido (de Archangelsky, 1960); 49, *Calamostachys binneyana* Carr. Carbónico de Europa. Aspecto parcial de un estróbilo, en vistas transversal y lateral. *Sp*: esporangios; *br*; brácteas (Según Zimmermann, 1959).

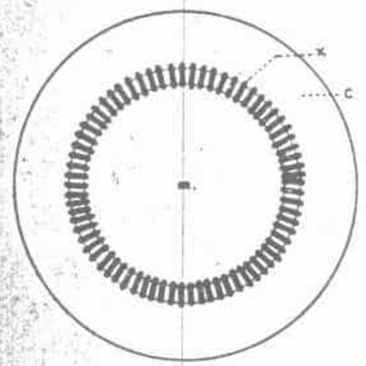


44



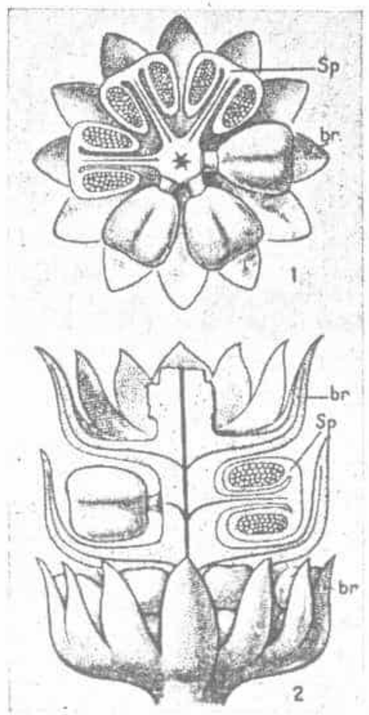
45





47

48



49

las hojas y para los estrobilos. Troncos sueltos, llevan el mismo nombre sin embargo: *Calamites*, siempre que muestren la característica alternancia de carenas, y crecimiento secundario en espesor. *Calamites* con sus organogéneros de estróbilos y hojas vivió desde el Carbónico Inferior hasta el Pérmico Medio.

En Argentina, en estratos carbónicos de Mendoza, La Rioja y San Juan conocemos numerosas impresiones y moldes internos de troncos que fueron determinados como *Calamites peruvianus* Gothan. Esta especie, conocida de otros yacimientos coetáneos sudamericanos, está muy mal preservada como para tener una idea más clara sobre su estructura interna. Tampoco conocemos verticilos foliares o estróbilos que se puedan vincular a ella. En estratos del Pérmico Inferior de Santa Cruz, se ha descripto una especie de *Annularia (A. kurtzii)* en base a numerosos verticilos foliares que responden a las características de este género (Lám. VII, fig. 3; Fig. 48).

En estratos comesozoicos de todo el mundo son frecuentes las impresiones de troncos y verticilos foliares de una articulada que por su diámetro era posiblemente arborescente, y que fue bautizada por Halle (1908) con el nombre de *Neocalamites*. Externamente, los tallos presentan muy pocas carenas o son casi lisos. Las impresiones medulares tienen muchas carenas que pueden ser alternas u opuestas a través de los nudos. Los verticilos foliares están formados por hojas libres hasta la base, angostas, largas y uninervadas (lineales). Los estróbilos están formados por esporangióforos cuyas cabezas peltadas se hallan casi unidas entre sí, constituyendo un armazón externo compacto (Lám. VII, fig. 4; figs. 50, 51). No se conocen detalles estructurales. Estos vegetales, que alcanzan a tener diámetros de varias decenas de centímetros, probablemente tenían crecimiento secundario en espesor. Este carácter, más las hojas y lo poco que tenemos registrado de las estructuras estrobilares, posibilitaría una vinculación del género a los más antiguos *Calamites*. Por ello y en forma provisoria, incluimos a *Neocalamites* dentro de esta familia. Este criterio, no es compartido por ciertos especialistas, que prefieren relacionar el género con el grupo Asterocalamitaceae, en virtud de que las carenas no son siempre alternas, sino pueden ser también opuestas. (Ver Tratado de Tajtadzhan, 1963).

Especies argentinas:

1) *Neocalamites carrerei* (Zeiller) Halle, Triásico y Liásico de Mendoza.
2) *N. ischigualasti* Frenguelli, Triásico, San Juan.
3) *N. ramaccionii* Frenguelli, Triásico, San Juan.

Orden EQUISETALES

Está representado por vegetales que viven actualmente, con un único género, *Equisetum*. Tanto los representantes actuales como los fósiles, se caracterizan por la falta de crecimiento secundario en espesor, por los verticilos foliares con hojas fusionadas en la base formando una vaina, y por los estróbilos que son terminales sobre las ramas.

Familia EQUISETACEAE Rice, 1803. En esta familia el género típico es:

Equisetum Linneo 1753. Planta herbácea poco a muy ramificada, con una superficie carenada; carenas alternas al pasar por los nudos. Hojas uninervadas, fusionadas en una vaina basal que suele dejar libre la parte distal de las mismas en forma de agudas proyecciones dentadas. Estróbilos terminales, formados por un eje articulado con verticilos compactos de esporangióforos perpendiculares, distalmente peltados; la parte peltada de los esporangióforos forma verdaderos escudos que se tocan entre sí y constituyen una coraza compacta que se abre en la madurez; de la parte interna de los escudos penden esporangios que contienen esporos isosporados, rodeados por apéndices alargados que se llaman elaterios, susceptibles éstos de desenroscarse bruscamente en presencia de humedad. Anatómicamente, los tallos tienen una médula (con diafragmas nodales) y grupos de xilema primario perimedular. Externamente, en la corteza, hay células silíceas. No hay desarrollo secundario de xilema.

Al estado fósil, se conocen tallitos que llevan vainas foliares del tipo *Equisetum* ya a partir del Pérmico, y son frecuentes de hallar durante todo el Mesozoico. A menudo, en los sedimentos se hallan los diafragmas nodales sueltos que a veces fueron confundidos con estructuras estrobilares. Para los restos fósiles que reponden a las características del género viviente se estableció el nombre genérico *Equisetites* (Lám. VII, figs. 5, 6; figs. 52, 53). Entre los distintos tipos de restos atribuidos a ese género, se conocen también estróbilos con esporangióforos de cabezas poligonales peltadas y esporangios que contienen esporos lisos y triletes. Estos estróbilos (a veces denominados *Equisetostachys*), cuando conectados a los tallos, son siempre terminales.

Especies argentinas de *Equisetites:*

1) *Equisetites approximatus* Nathorst, Jurásico, Península Antártica.
2) *E. fertilis* Frenguelli, Triásico de San Juan y Mendoza.
3) *E. frenguellii* Orlando, Liásico, Neuquen.
4) *E. morenianus* Kurtz, Pérmico, San Luis.
5) *E. patagonica* Herbst, Liásico, Santa Cruz.
6) *E. quindecimdentata* Menéndez, Triásico, San Juan.
7) *E.* sp. Liásico, Chubut.

ARTICULADAS DE POSICION SISTEMATICA INCIERTA

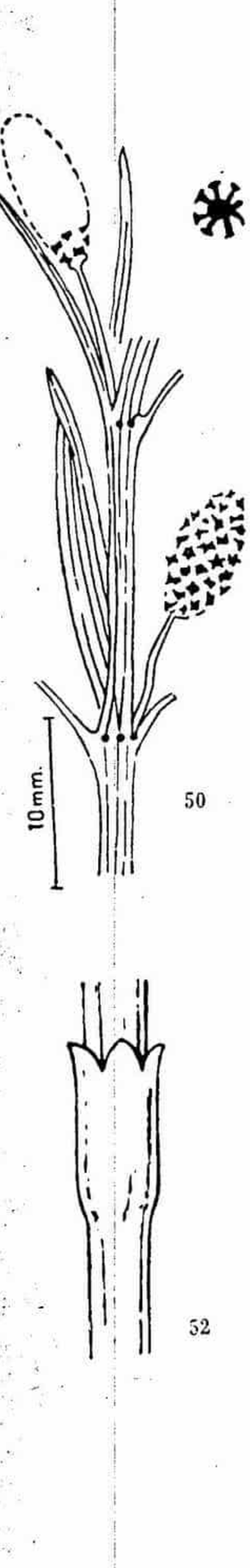
Ciertos géneros de Articuladas se definen sólo por sus partes vegetativas y no pueden, por lo tanto, encontrar ubicación precisa en el sistema de clasificación. Algunas, presentan marcas que podrían representar fructificaciones, pero nada se conoce de su anatomía, y aún la morfología externa es poco clara.

En el hemisferio gondwánico son frecuentes las descripciones de distintas especies de dos géneros, indudables Articuladas: *Phyllotheca* y *Schizoneura;* el primero de estos géneros fue repetidamente citado para la Argentina.

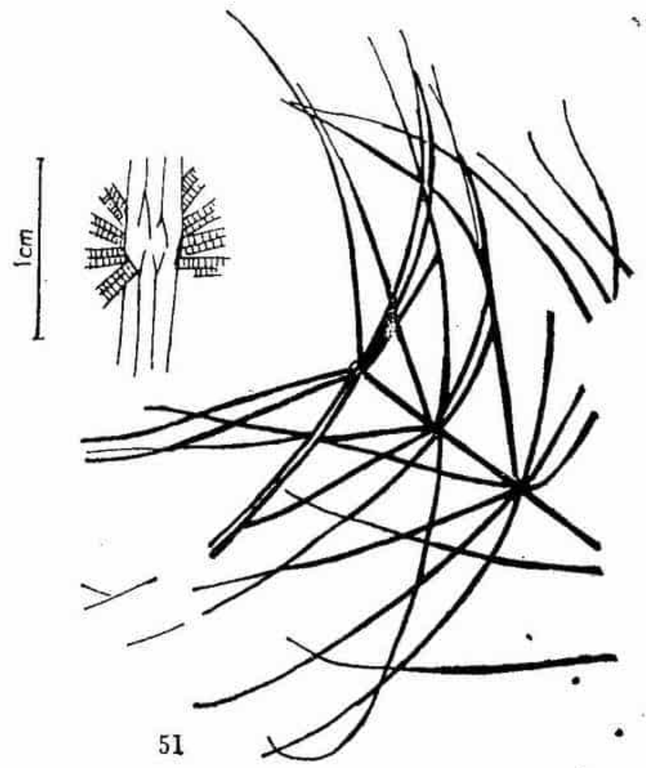
Phyllotheca Brongniart 1828. Plantas herbáceas poco a profusamente ramificadas. Tallos delgados con carenas externas visibles, llevando en los nudos vainas foliares compuestas de hasta 40 hojas delgadas, lineares, que quedan libres en sus extremos. Esporofilos dispuestos verticiladamente en los entrenudos (ha-

LEYENDA DE LAS FIGURAS 50-54

Figs. 50-54. — *Neocalamites* aff. *carreri* (Zeiller) Halle. Triásico, cosmopolita. Aspecto general de una rama fértil, con detalle de estróbilo en sección transversal. (Según Vladimirovich, 1938); 51, *Neocalamites hoerensis* (Schimper) Halle. Rético de Groenlandia. Aspecto general de una rama y detalle de un sector nodal mostrando la inserción de las hojas. (Adaptado de Harris, 1931); 52, *Equisetites scitulis* Freng. Triásico de Argentina. 7 aumentos. Detalle de una vaina foliar, en vista lateral. (De Frenguelli, 1943); 53, *Equisetites münsteri* Stb. Triásico de Alemania. Algo ampliado. Porción apical mostrando vainas foliares y un estróbilo globoso. (Según Saporta, 1873); 54, *Schizoneura gondwanensis* Fst. Pérmico del Gondwana. Aspecto general de una rama mostrando los verticilos foliares compuestos por hojas agrupadas en dos sectores. (De Feistmantel, 1881).



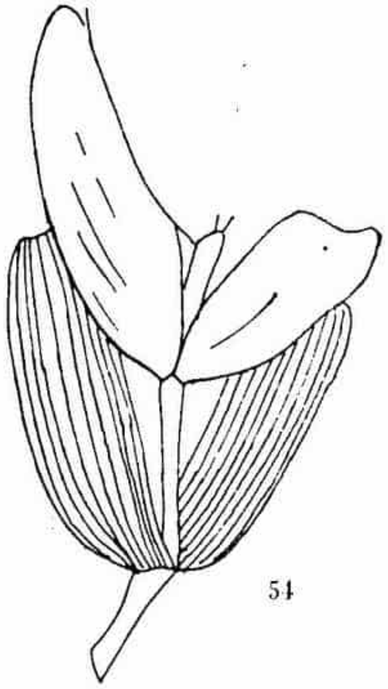
50



51

52

53



54

biendo varios verticilos en cada entrenudo), con escudos circulares distales, de los cuales penden esporangios piriformes (Figura 54 a).

Fig. 51*a*. — *Phyllotheca etheridgei* Arber. Pérmico, Gondwana. Reconstrucción de una rama con varias vainas foliares. (De Saksena, 1954)

Especies argentinas:

1) *Phyllotheca australis* Brongniart, Pérmico de las Islas Malvinas y Triásico de la La Rioja.
2) *P.* cf. *deliquescens* (Goepp.), Pérmico, Islas Malvinas.
3) *P. gracilis* Frenguelli, Triásico, Mendoza.
4) *P. patagonica* Feruglio, Pérmico, Chubut.

En los sedimentos gondwánicos, *Phyllotheca* se conoce en el Pérmico Inferior y en el Triásico. Ha sido mencionada para otras regiones paleoflorísticas durante el Carbónico y el Jurásico.

Las características morfológicas son pocas. Por una parte los verticilos foliares forman verdaderas vainas, hecho que acercaría *Phyllotheca* a las Equisetáceas; pero las fructificaciones no son estrobilares y parecen disponerse como en las Archaeocalamitales. Ciertos autores, debido a este carácter, han ubicado *Phyllotheca* en este último orden, y lo han asimilado, junto a otros géneros más o menos de similar preservación, a una familia distinta, las Sorocaulaceae (Radczenko, 1956).

Otro género que no encuentra ubicación sistemática precisa es:

Schizoneura Schimper et Mougeot, 1844. Plantas arbustivas con tallos delgados y entrenudos amplios, externamente con delgadas carenas. Verticilos foliares de hasta más de 20 hojas, linear-lanceoladas, más largas que los entrenudos y uninervadas. Estas hojas, en individuos jóvenes se hallaban unidas por los márgenes laterales, y constituían dos grupos de hojas, opuestos en los nudos y claramente separados. En individuos maduros las hojas se separaban casi hasta la base (Fig. 54).

La particularidad de este género radica en la típica agrupación de hojas en dos unidades opuestas, hecho no observado en ninguna otra planta articulada. *Schizoneura* se conoce en el Pérmico y Triásico, y es prácticamente cosmopolita. En Argentina aún no ha sido registrado.

Clase FILICOPSIDA (HELECHOS)

Ciertos sistemas de clasificación proponen una categoría taxonómica mayor, las Pteropsida (División) cuyo primer grupo estaría representado por los helechos (clase Filices), y abarcaría asimismo las clases Gymnospermae y Angiospermae. En este texto, hemos de seguir con el criterio clásico, aceptando la División Pteridophyta con un rango similar a las divisiones Gymnospermae y Angiospermae. Los helechos se incluyen en la primera división con categoría de clase.

La clase Filicopsida (Filices según otros autores) reúne un conjunto muy numeroso de vegetales representados en la actualidad por varias familias que tienen más de 10.000 especies. En el pasado geológico, los helechos fueron asimismo constituyentes importantes de las asociaciones paleoflorísticas, ya a partir del Paleozoico.

La gran mayoría de las Filices vive actualmente en Polinesia, Malasia y en el Neotrópico, aunque su distribución es cosmopolita. Preferentemente habitan climas de mucha humedatl y moderada temperatura (selvas de montaña en los trópicos) y suelen ser plantas amantes de la sombra. Hay ejemplos de helechos xeromórficos, epifitos, saxícolas y aún acuáticos (incluso de aguas salobres). Si trasladamos estos conocimientos al pasado geológico, podemos inferir que allí donde encontramos abundantes restos de helechos, imperaba un clima húmedo. Por otra parte, tenemos que postular la presencia de un estrato de vegetación arborescente que diese sombra a los helechos. Ello generalmente es cierto, pues en asociación con estos helechos hallamos también restos de Coníferas, Ginkgoales, y en capas del Paleozoico Calamitáceas, Lepidodendráceas o Cordaitales.

Actualmente los helechos suelen tener talla reducida, aunque se conocen helechos arborescentes. En el pasado, ciertos grupos de helechos fueron arborescentes, pero la mayoría no difería en talla de los representantes actuales.

La clase Filicopsida está integrada por las subclases: Primofilices, Ophioglossidae, Marattiidae, Filicidae, Marsileidae, Salviniidae y Osmundidae. Geológicamente, las más antiguas son las Primofilices que aparecieron en el Devónico y se extinguieron en el ocaso de la era Paleozoica. Luego aparecieron las Marattiidae y las Filicidae (Carbónico). Las Osmundidae, en base al registro que disponemos, hicieron su aparición en el Pérmico y los otros órdenes, ya en el Mesozoico.

Durante la Era Mesozoica, merman las Marattiidae y se diversifican notoriamente las Filicidae y también los Osmundidae, aunque en menor grado. Actualmente, las Filicidae son las más importantes de la flora Pteridológica viviente.

Morfológicamente, las Filicópsidas representan la etapa más avanzada dentro de las Pteridophyta. En todo helecho reconocemos (siempre considerando el esporofito) un aparato de sostén, que puede ser rizomatoso o erecto, y los apéndices emitidos que denominamos *fronde*. Las estructuras fértiles (esporangios) están vinculadas a las frondes o se hallan agrupadas formando unidades independientes que se vinculan al tallo. El gametofito es pequeño y para la reproducción sexual, éste necesita un medio acuoso.

Las frondes pueden ser de tipos muy variados. Generalmente, están constituidas según un plan pinnado, con segmentos, pinnas y pínnulas de variadas formas y tamaños. Las pínnulas pueden tener venación desde simple hasta muy compleja (retinervadas). Según la forma y

la venación de las pínnulas se han establecido morfogéneros artificiales que sirven a los fines de la estratigrafía, aunque botánicamente pueden tener poco valor. Así, los nombres *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Neuropteris*, etc., serán analizados más adelante como morfogéneros.

El aparato fértil de los esporofitos está representado por los esporangios que pueden tener una gruesa pared (cusporangiados) o paredes delicadas, con estructuras especiales (anillos) que asisten a los mismos en la dehiscencia y sirven de protección. Por su posición, los esporangios pueden ser simples y terminales en los tallos (o sea de un tipo primitivo, psilofitoide) o bien estar ubicados en las pínnulas de las frondes, alimentados por las venas, formando grupos que denominamos *soros*. Las pínnulas portadoras de los esporangios pueden estar o no modificadas, y pueden funcionar como estructuras de protección, ya sea envolviendo los soros por repliegue de las láminas o por excrescencias laminares llamadas *indusios*. La heterosporía no es tan importante en los helechos, que en su amplia mayoría son isosporados. La morfología de los esporos es sumamente variada, presentándose dos tipos fundamentales, llamados *monoletes* y *triletes*, según la posición original de cada esporo en la tetrada. Las exinas de los esporos pueden ser desde lisas hasta marcadamente esculturadas; estas últimas tienen importancia en la Paleobotánica, por cuanto permiten a veces reconocer la presencia de familias o géneros a falta de elementos megascópicos en los sedimentos.

Los tallos de los helechos son estructuralmente más complejos que los de las demás pteridofitas. La emisión de los rastros foliares (haces foliares) produce en el cilindro vascular central intersticios de variada magnitud que están rellenados por parénquima. A mayor profusión de frondes, más perforado se halla el cilindro vascular (dictiostela). En el desarrollo ontogenético de algunas especies viviente de helechos, se puede observar que el cilindro vascular central varía desde una protostela en las formas juveniles, hasta una dictiostela compleja en el estado maduro del mismo individuo.

Sub Clase **Primofilices**

Desde hace 100 años que se conocen petrificaciones de Primofilices en el Devónico y Carbónico de Europa. Estas plantas no presentaban en general supeficies laminares sobre los ráquises (o presentaban hojas afleboides), aunque en otros casos podían presentar pínnulas con lim-

bos bien desarrollados. Su talla era siempre reducida, y su estructura anatómica en general era compleja. Las fructificaciones eran terminales y podían ser eusporangiadas, o bien presentaban diferenciación en la pared con un casquete engrosado.

Aceptamos la existencia de tres órdenes, todos de antigüedad paleozoica: Protopteridales, Cladoxylales y Coenopteridales. Casi todos los representantes de las Primofilices se conocen de tafofloras septentrionales, donde las excelentes fosilizaciones carbónicas brindan un generoso lote de petrificaciones, que no tenemos en nuestro hemisferio.

Orden PROTOPTERIDALES

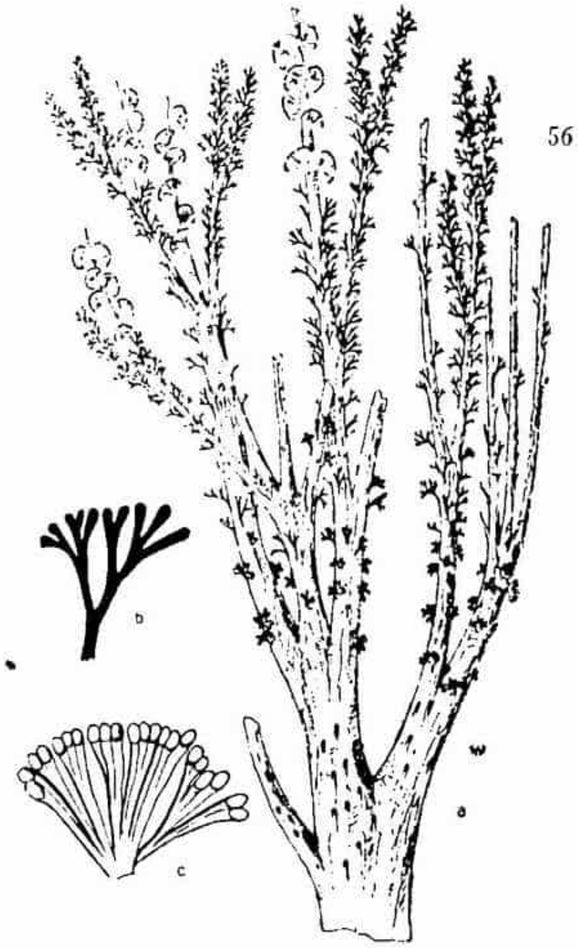
Sólo conocemos impresiones y compresiones halladas hasta ahora en el Devónico de Europa y de China. Estudiaremos aquí la familia PROTOPTERIDACEAE Kr. et Weyland 1941, en la cual aceptaremos sólo un género, característico de todo el orden:

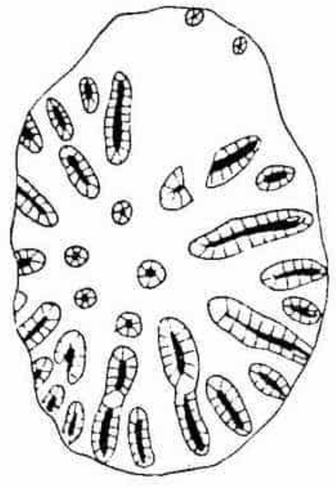
Protopteridium Krejci 1880. Tallos lisos de hasta casi ½ metro de alto, con ramificaciones bilaterales alternas, a veces dicótomas. Apicalmente las ramificaciones suelen observarse envueltas espiraladamente (circinadas, como es frecuente en los helechos). En las últimas ramificaciones se insertaban diminutas pínnulas en forma bilateral y alterna. En los sectores distales de las ramas fértiles se insertaban grupos de esporangios alargados, generalmente de a 4, aislados o fusionados. Las células epidérmicas de los esporangios presentaban una diferenciación longitudinal que indicaba un rudimento de anillo, o bien una zona de dehiscencia. Los esporos eran triletes.

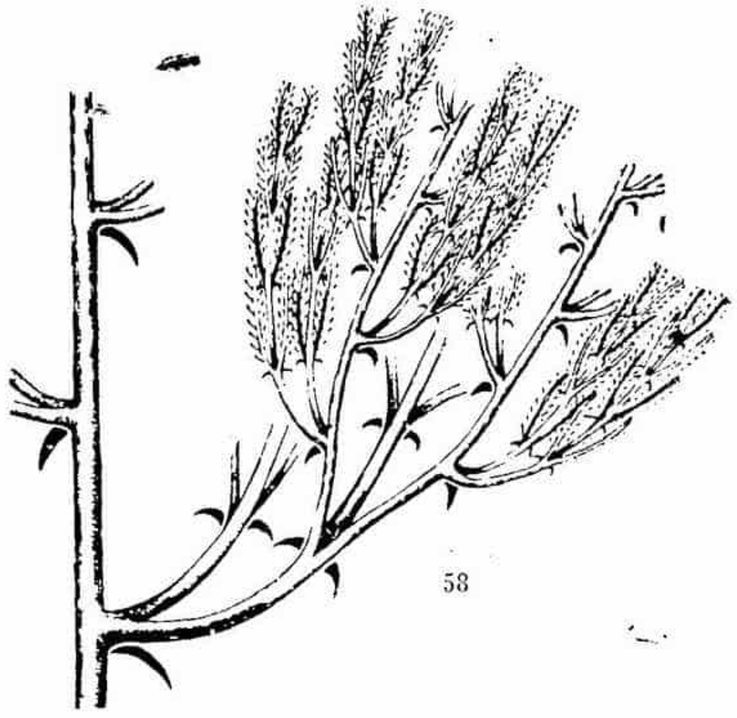
(Tajtadzhan en su tratado indica además que hay un leño primario con dos o tres lóbulos irregulares y leño secundario con traquéidas escalariformes y punteadas en los tallos.) (Figura 55.)

LEYENDA DE LAS FIGURAS 55-58

Figs. 55-58. — 55, *Protopteridium hostimense* Krejci. Devónico. Europa. Algo ampliado. Detalle de la parte estéril (*a*) de la fronde y detalle de la parte fértil (*b*), con esporangios. (Adaptado de Kräusel, 1933); 56, *Cladoxylon scoparium* Kr. et Weyl. Devónico de Europa. Algo reducido. *a*: aspecto general de la planta; *b*) detalle de hoja; *c*: detalle de hoja fértil (*b* y *c*, × 2). (De Hirmer, 1927); 57, *Cladoxylon taeniatum* Devónico. Algo ampliado. Corte transversal de tallo mostrando la estela: en negro, leño primario y rayado el leño secundario. (De Bertrand, 1935); 58, *Stauropteris oldhamia* Binney. Carbónico. Europa. Aspecto general de las últimas ramificaciones. Tamaño natural. (De Hirmer, 1927).







Otros géneros que suelen atribuirse a este orden son *Aneurophyton* y *Rhacophyton*, ambos del Devónico Medio de Europa.

Orden CLADOXYLALES

En este orden reconocemos una familia monotípica, CLADOXYLACEAE Potonié 1902, que vivió desde el Devónico Medio hasta la base del Carbónico. Un solo género, con varias especies, se conoce principalmente en base a petrificaciones:

Cladoxylon Unger 1856. Plantas de aspecto arbustivo. Tallos de hasta 4 cm de diámetro, polistélicos, con numerosas estelas radialmente alargadas, rectas a curvadas (hasta en forma de U), que se unen en el recorrido longitudinal del tallo. Cada estela con un núcleo de xilema primario que suele ser marginal, rodeado por xilema secundario (ciertos autores prefieren sostener que ambos tejidos xilemáticos corresponden a proto y metaxilema, y que por lo tanto no existiría crecimiento secundario en espesor). Las estelas se hallan sumergidas en un tejido parenquimático conjuntivo. La zona cortical estaba compuesta de elementos parenquimáticos. Los tallos se hallaban dicotómicamente divididos, y llevaban hojas afleboides (cuneiformes) en inserción helicoidal, a veces dicotómicamente divididas. Los órganos fértiles, compuestos por láminas en forma de abanico, llevaban esporangios ovales en sus márgenes distales. (Figs. 56, 57).

Cladoxylon es un género que ejemplifica una etapa morfológica más avanzada con respecto a *Asteroxylon*, en cuanto a estela se refiere. El xilema fragmentado se halla asimismo en otros grupos más evolucionados (inclusive en algunas Angiospermas). Ello significa que este tipo de estela se ha desarrollado independientemente en diferentes grupos vegetales.

Orden COENOPTERIDALES (=ZYGOPTERIDALES E INVERSICATENALES)

Se caracterizaban por presentar tallos que portaban ráquises o raquidios *(filoforos* de los autores franceses), los que a su vez se ramificaban repetidas veces. Estos raquidios, en pocos casos llevaban verdaderas pínnulas en las últimas ramificaciones; generalmente las "pínnulas" estaban reducidas a diminutos raquidios. Los segmentos fértiles

casi siempre llevaban esporangios terminales. En cuanto a la morfología externa, estas plantas eran sumamente primitivas, mientras que anatómicamente eran muy complejas, especialmente en su sistema de conducción. Reconoceremos 4 familias: Stauropteridaceae, Zygopteridaceae, Botryopteridaceae y Anachoropteridaceae.

Familia STAUROPTERIDACEAE Hirmer 1927.

Era exclusiva del Carbónico, y estaba representada por un solo género:

Stauropteris Binney 1872. Plantas posiblemente erectas, cuyos raquidios principales tenían un grosor de varios centímetros. Se conocen ramificaciones de hasta cuarto orden. Las ramificaciones se producían en pares alternos. En la axila de cada ramificación se presentaba una tercera ramificación abortada, pero con la misma estructura anatómica de los otros dos raquidios. Las ramificaciones de último orden (o "pínnulas" que no llegaron a ser estructuras laminares), podían tener formas de simples espinas o excrescencias, o bien podían ser fértiles y llevar un esporangio terminal. El esporangio era eusporangiado, o sea que consistía de varias capas de células; en algunos sectores de los mismos se han observado áreas adelgazadas, como si representasen estomios, por las cuales probablemente se evacuaban los esporos. Eran iso y heterosporadas. Los megasporangios eran terminales, compuestos por un pedúnculo, una masa parenquimática en parte vascularizada, y en la parte distal, presentaban la cavidad que retenía los megasporos con claras marcas triletes. La estructura anatómica era similar en todos los raquidios. Los elementos xilemáticos principales se disponían, vistos transversalmente, en forma de cruz, con cuatro lóbulos, cada uno con grupo protoxilemático exarco y con metaxilema centrípeto. Estos 4 grupos metaxilemáticos podían llegar a fusionarse en el centro. El floema rodeaba a estos elementos xilemáticos, pero tendía a disponerse en dos sectores opuestos, o sea que respondía a una simetría bilateral incipiente. simetría que correspondía a la disposición bilateral de los raquidios. Exteriormente presentaban una corteza, la que internamente tenía células parenquimáticas de membranas delicadas, y externamente membranas engrosadas con cierto tipo de contenido. (Lám. VIII, fig. 2; fig. 58).

Sólo se conocen dos especies de este género, una isosporada y la otra heterosporada.

Familia ZYGOPTERIDACEAE (= ETAPTERIDACEAE) Hirmer 1927.

Se conocen en el Carbónico y Pérmico. El género *Ankyropteris* Sten-

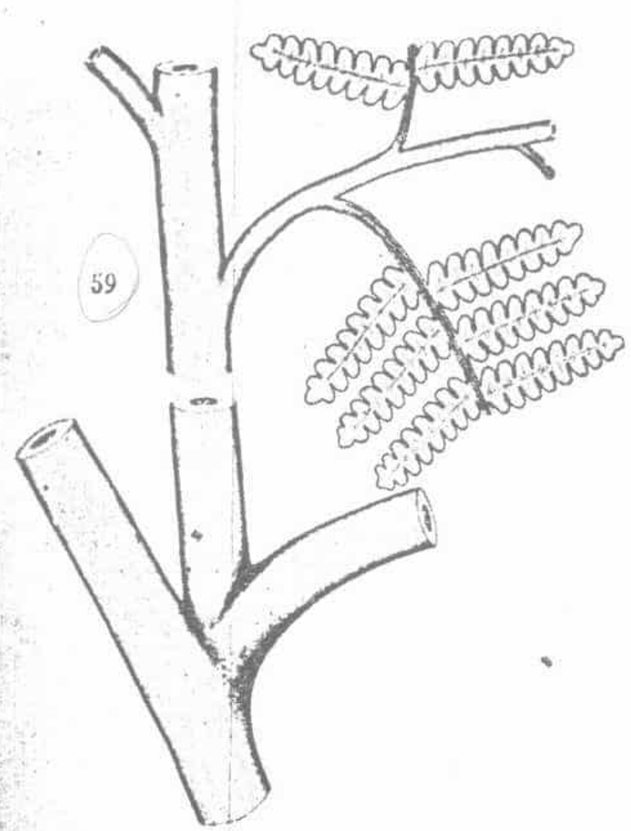
zel 1889, fue basado en un rizoma postrado de unos 2 cm de diámetro, que se dividía dicotómicamente y llevaba robustas escamas (aflebias), frondes y raíces. Tenía una hilera de raquidios a cada lado del rizoma, los que se alternaban. Los ápices de los ráquises tenían enroscamiento circinado. Las frondes, salvo las aflebias, no llevaban verdaderas pínnulas. El rizoma, en sección, era protostélico. Los grupos protoxilemáticos se hallaban cerca de la superficie del haz central y estaban rodeadas por células metaxilemáticas más anchas, rodeadas a su vez por floema. La corteza era parenquimática y había un débil desarrollo de periderma subepidérmico.

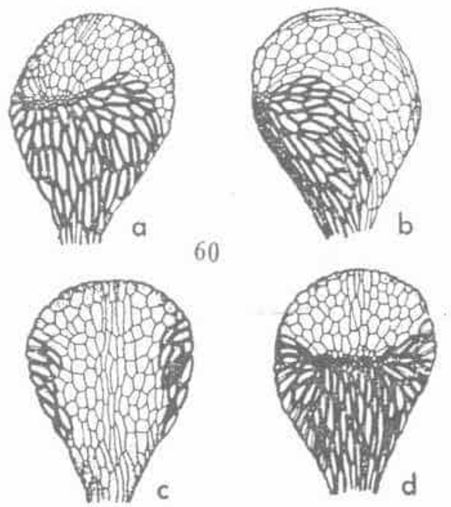
El género tipo de esta familia es:

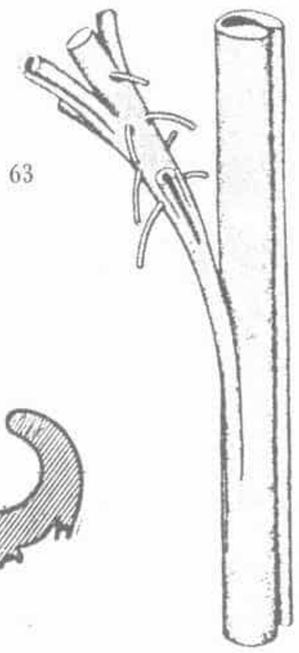
Zygopteris Corda 1845. Tallos delicados llevando pecíolos dispuestos con una filotaxia de $^3/_8$. Tallo y pecíolos sumergidos en una masa de raíces adventicias que le daban a la planta un aspecto compacto (hasta unos 20 cm de diámetro). El cilindro central del tallo poseía una masa central de pequeñas traquéidas y parénquima, rodeada de traquéidas más grandes, dispuestas en hileras radiales. Los pecíolos (que reciben el nombre de *Etapteris*) presentaban en corte transversal un rastro en forma de H, pero con 4 grupos protoxilemáticos (que se originaban por la división de los grupos protoxilemáticos originales). Los rastros foliares se emitían alternadamente de a pares y con una torsión de 90° con respecto al plano de simetría del raquidio original. Los esporangios eran terminales sobre los ráquises, agrupados, eusporangiados, pero con un anillo algo desarrollado, y llevaban esporos isosporados. Carbónico y Pérmico.

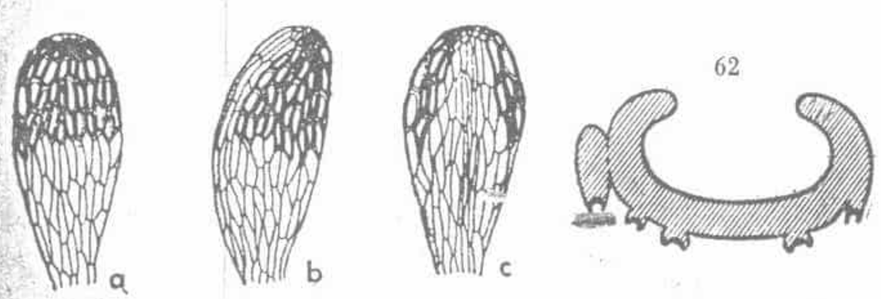
LEYENDA DE LAS FIGURAS 59-65

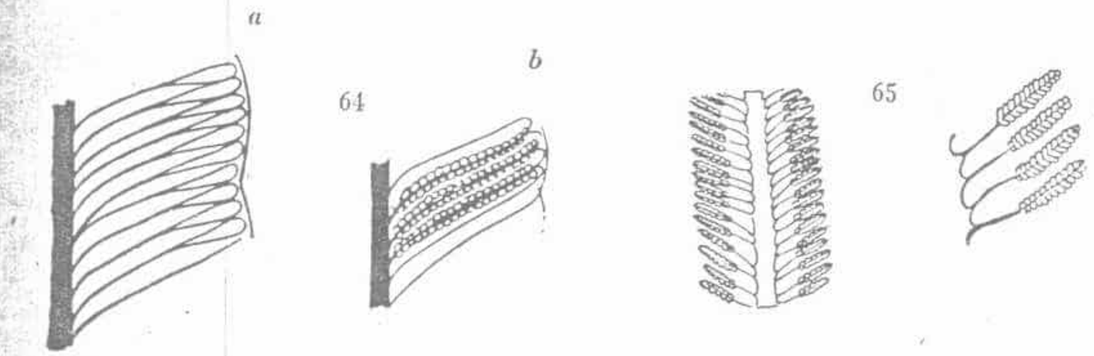
Figs. 59-65. — 59, Reconstrucción de una porción de pecíolo y fronde de un miembro del género *Botryopteris*. Carbónico, USA. (De Delevoryas y Morgan, 1954) ; 60, *Botryopteris globosa*. Carbónico, USA. ca. 25 aumentos. Esporangios mostrando el anillo en diferentes vistas. (De Phillips y Andrews, 1965) ; 61, *Anachoropteris* sp. Carbónico de USA. ca. 25 aumentos. Esporangios mostrando anillo apical y zona de dehiscencia. (De Phillips y Andrews, 1965) ; 62, *Anachoropteris pulchra* Corda. Carbónico, Europa. Corte transversal de pecíolo mostrando los grupos protoxilemáticos. ca. 7 aumentos. (De Hirmer, 1927) ; 63, *Anachoropteris clavata* Grahm. Carbónico, USA. Reconstrucción tridimensional del xilema. (De Delevoryas y Morgan, 1954) ; 64, *Danaeopsis marantacea* (Presl.) Triásico de Europa. *a* : porción de fronde estéril (reducido) ; *b* : porción fértil (reducido), mostrando los esporangios. (De Hirmer, 1927) ; 65, *Marattiopsis muensteri* Goepp. Liásico de Mendoza. Aspecto de hoja fértil mostrando disposición de esporangios. (De Herbst, 1964).











Otro género de esta familia, *Asterochlaena*, es bastante similar a los ya mencionados, pero con un mayor desarrollo de rayos xilemáticos centrales y con presencia de parénquima mezclado con traquéidas en una especie de médula compacta. Los raquidios en este género son distintos a los de *Ankyropteris* (Lám. VIII, fig. 3) en el que se desarrollaba un xilema en forma de arco alargado u oval.

Rhacophyton Crépin 1875, es otro género de esta familia. Se trataba de una planta pequeña, con tallos que llevaban raquidios estériles y fértiles. Interesan las ramificaciones de último orden que se insertaban espiraladamente y eran bastante compactas. Le otorgaban a la planta un aspecto de pequeño arbusto. Las frondes estériles tenían pínnulas profundamente laciniadas al igual que las fértiles; en éstas, los esporangios solían insertarse en dicotomías distales. No se conoce la anatomía.

Otros géneros afines, son *Clepsydropsis* (Carbónico Inferior y quizás Devónico), *Metaclepsidropsis* (Carbónico) y *Dineuron* (Carbónico). Se conocen en base a petrificaciones. Algunos de ellos, presentaban canales o aberturas en el xilema que eran marginales y corrían longitudinalmente a los ráquises. Mientras que en los helechos en general, y también en otras plantas superiores, existen intersticios que se forman cada vez que se produce la inserción de un órgano foliar, aquí, los canales mencionados eran continuos y no parecían tener una relación de dependencia con la emisión de rastros foliares. Boureau denominó estos orificios *clepsidras*.

Ciertos autores incluyen en esta familia frondes fértiles y estériles referidas al género:

> **Corynepteris** Bailey 1860. Frondes hasta tres veces pinnadas. Pínnulas decurrentes, alargadas, expandidas distalmente en lóbulos, con una vena media y venas secundarias dicótomas, una por cada lóbulo. Pínnulas fértiles iguales a las estériles o algo reducidas, llevando esporangios agrupados en sinangios; esporangios con un anillo completo.

Este género vivió en el Carbónico Inferior y Medio de Europa y Estados Unidos de América.

Familia BOTRYOPTERIDACEAE.

Representan un hermoso ejemplo de complejación de la estela de los raquidios; las formas más simples y más antiguas del género *Botryopteris* son típicamente protostélicas, con varios grupos protoxilemáticos

en una masa metaxilemática que conformaba un cilindro compacto (Lám. VIII, fig. 1; figs. 59, 60). Se han reconocido de 1-4 grupos de protoxilema, los que pese a su posición central se conectaban directamente con los protoxilemas en los raquidios. Los ráquises eran, en las formas más antiguas, similares a la protostela original, con 1-2 polos leñosos exarcos; pero en las especies más avanzadas, comenzaba a producirse un rastro en forma de omega con tres polos leñosos. Esta estructura en forma de omega se disponía invertida con respecto al eje de la planta, y sus polos leñosos se hallaban en una concavidad que miraba hacia afuera de la planta (por tal carácter, algunos autores llaman a este grupo las Inversicatenales). Las fructificaciones de *Botryopteris* estaban compuestas de esporangios que se agrupaban a manera de sinangios. Eran isosporadas y eusporangiadas. En algunas petrificaciones se han observado hileras de células algo más engrosadas, que conformaban una especie de anillo en los esporangios.

Familia ANACHOROPTERIDACEAE.

El género tipo es *Anachoropteris* Corda 1845, que fue incluido por algunos autores junto a las Botryopteridáccas; se conoce por tallos en conexión orgánica con pecíolos, y asimismo se ha mencionado el hallazgo de una fronde en conexión orgánica con raquidios que tiene un desarrollo pinnular considerable (Figs. 61, 62, 63). El tallo principal es muy similar a *Botryopteris*, en cuanto presenta una masa xilemática compacta con protoxilema subcentral rodeado por metaxilema. Tal como en *Botryopteris*, los elementos xilemáticos de los raquidios adquieren forma de medialuna.

Otro género asignado a la familia es *Tubicaulis*, basado en tallos con raquídios de estructura más simple. Ultimamente, se ha podido demostrar que este género es una forma de *Anachoropteris*. Ninguno de estos vegetales ha alcanzado tallas considerables, arborescentes. Fueron siempre pequeños arbustos con tallos de pocos centímetros de espesor.

PROBLEMATICA DE LAS PRIMOFILICES

Como el mismo nombre de la subclase lo sugiere, se ha considerado por algún tiempo que el cúmulo de vegetales reunidos en este taxón mayor representaba un stock del cual los verdaderos helechos han derivado. La información muy parcial de las petrificaciones aún no ha sido suficientemente evaluada para clarificar la verdadera significa-

ción sistemática de estos vegetales. Recién en los últimos años, se han intensificado los estudios en este sentido, y la clasificación que hemos adoptado aquí corresponde a la esbozada en un reciente simposio sobre estos primitivos grupos de plantas. Es opinión generalizada que la complejidad estructural de los elementos de conducción en los ráquises alejan la posibilidad de vincular las Primofilices directamente a las Filices, como sus antecesores inmediatos. Surge asimismo el problema de que tanto unas como las otras han coexistido en los mismos horizontes geológicos. Por lo tanto, es preferible considerar a las Primofílices como un grupo taxonómico perfectamente delimitado e independiente de las demás Filicópsidas.

Subclase **Ophioglossidae**

Está representada por un solo orden, *Ophioglossales* con una única familia, Ophioglossaceae (R. Br.) Kaulfuss. Son helechos de tamaño reducido que están aislados en comparación con los demás grupos por presentar caracteres de primitivez. Los tallos rizomatosos tienen indicios de crecimiento secundario en espesor, las hojas son enteras o pinnadas, con prefoliación recta (no hay circino), las fértiles diferenciadas de las estériles y separadas de manera dicotómica, y la venación es abierta o reticulada. Los esporangios están originados por un grupo de células epidérmicas, con la pared pluriestratificada y sin anillo, sésiles o pedunculados. Los esporos son triletes con exina gruesa y fosulada. De los tres géneros vivientes, *Ophioglossum* L. y *Botrychium* Sw. se conocen en América del Sur. Esporos similares a las actuales Ophioglossales se conocen ya a partir del Pérmico, pero es aventurado asignarlos a este grupo sin otras evidencias.

Algunos autores asignan a este grupo el morfogénero *Chiropteris* (ver capítulo morfogéneros) que es similar a la especie viviente *Ophioglossum palmatum* L.

Impresiones de hojas de este orden se conocen con certeza a partir del Terciario Inferior del Hemisferio Norte.

Subclase **Marattiidae**

En los sistemas de clasificación tradicionales, las Ophioglossidae y las Marattiidae se consideraban como dos órdenes dentro de una subclase, Eusporangiatae. Se los vinculaba por el carácter del esporangio que tiene una pared pluristratificada, pero las diferencias morfoanatómicas entre ambos grupos son muy marcadas y se justifica plenamente la separación de ambos en subclases distintas.

Orden MARATTIALES

Según ciertos autores este orden tiene una sola familia, en la cual se incluyen no sólo los géneros comparables a los representantes actuales, sino también varios géneros paleozoicos que presentan diferencias morfológicas y anatómicas apreciables. En este texto aceptaremos dos familias, las Marattiaceae, con representantes fósiles y actuales, y la familia Asterothecaceae (o Psaroniaceae según autores) para representantes exclusivamente fósiles del Paleozoico Superior y Eomesozoico.

Familia MARATTIACEAE Kaulfuss 1824.

Los representantes vivientes, son o bien arborescentes, no ramificados, o arbustivos. Los troncos, en su desarrollo ontogenético, presentan una protostela que pasa luego a una sifonostela anfiflóica y se resuelve en una dictiostela sumamente compleja. Las frondes tienen un plan pinnado, son enteras o bien son de tipo palmado, con venación generalmente abierta, a veces reticulada (*Christensenia* actual). Hay aflebias persistentes luego de la caída de las frondes. Las frondes fértiles son similares a las estériles y llevan grupos de esporangios (sinangios) en el envés de las pínnulas, a excepción del género *Angiopteris* (actual) con esporangios libres, dispuestos en soros que tienen una dehiscencia apical, asistida por un poro (Fig. 68). Los esporos son triletes. Los géneros vivientes más importantes son *Marattia* y *Danaea*. Los representantes fósiles de esta familia suelen ser fragmentarios, por cuanto no conocemos tallos petrificados; pero en cambio se han hallado compresiones de frondes fértiles y estériles. Por ello, y mientras no dispongamos de una información anatómica completa, es preferible retener nombres genéricos diferenciativos de los géneros vivientes.

Danaeopsis Heer 1864. Frondes 1-2 veces pinnadas, con las últimas divisiones ("pínnulas") grandes, alargadas, de márgenes subparalelos, de base constricta o algo ensanchada, con una conspicua vena media y venas laterales emitiéndose con ángulo agudo, arqueándose hacia los márgenes, 2-3 veces dicotomizadas, a veces anastomosadas entre sí cerca de los márgenes. "Pínnulas" fértiles lineares, con conspicua vena media y con soros lineares ubicados entre las venas laterales. Soros compuestos por dos hileras paralelas de esporangios subesféricos, compactamente dispuestos, pero libres entre sí. Esporos triletes, con exina gruesa, lisa o finamente ornamentada. (Fig. 64).

Este género ha existido desde el Pérmico Superior hasta el Triásico Superior, y se conoce prácticamente en todas las regiones paleoflorísticas de esas épocas, incluso en la Región Gondwánica.

Marattiopsis Schimper 1869. Frondes pinnadas. Pinnas teniopterídeas, alargadas, con base contraída o algo ensanchada, a veces cortamente pecioladas, de márgenes enteros o aserrados. Vena media gruesa y venas laterales simples o dicotomizadas, llegando hasta los márgenes. Sinangios ovales, dispuestos cerca de los márgenes a lo largo de cada una de las venas laterales, divididos en dos mitades en el mismo sentido. Esporos monoletes de exina casi lisa, o finamente ornamentada. (Fig. 65).

Este género tiene un biocrón reducido que abarca desde el Triásico Superior hasta el Jurásico Medio inclusive. Se lo conoce prácticamente en todas las regiones paleoflorísticas. En Argentina, se han descripto individuos en tafofloras liásicas de Mendoza, correspondientes a *Marattiopsis münsteri* (Goepp.).

Familia ASTEROTHECACEAE.

Los representantes de esta familia tienen importancia en las tafofloras del Paleozoico Superior, y persisten hasta el final del Triásico. Han sido cosmopolitas aunque varios géneros parecen ser endémicos de ciertas regiones paleoflorísticas. Aparte de las impresiones y compresiones de frondes fértiles y estériles, conocemos petrificaciones de troncos que tenían un tipo de crecimiento que llamamos *obcónico*, que tiene un menor desarrollo del cilindro leñoso en la base que en el tope, pero externamente, con un mayor diámetro en la base debido a un gran desarrollo de tejido de sostén y de raíces adventicias compactadas.

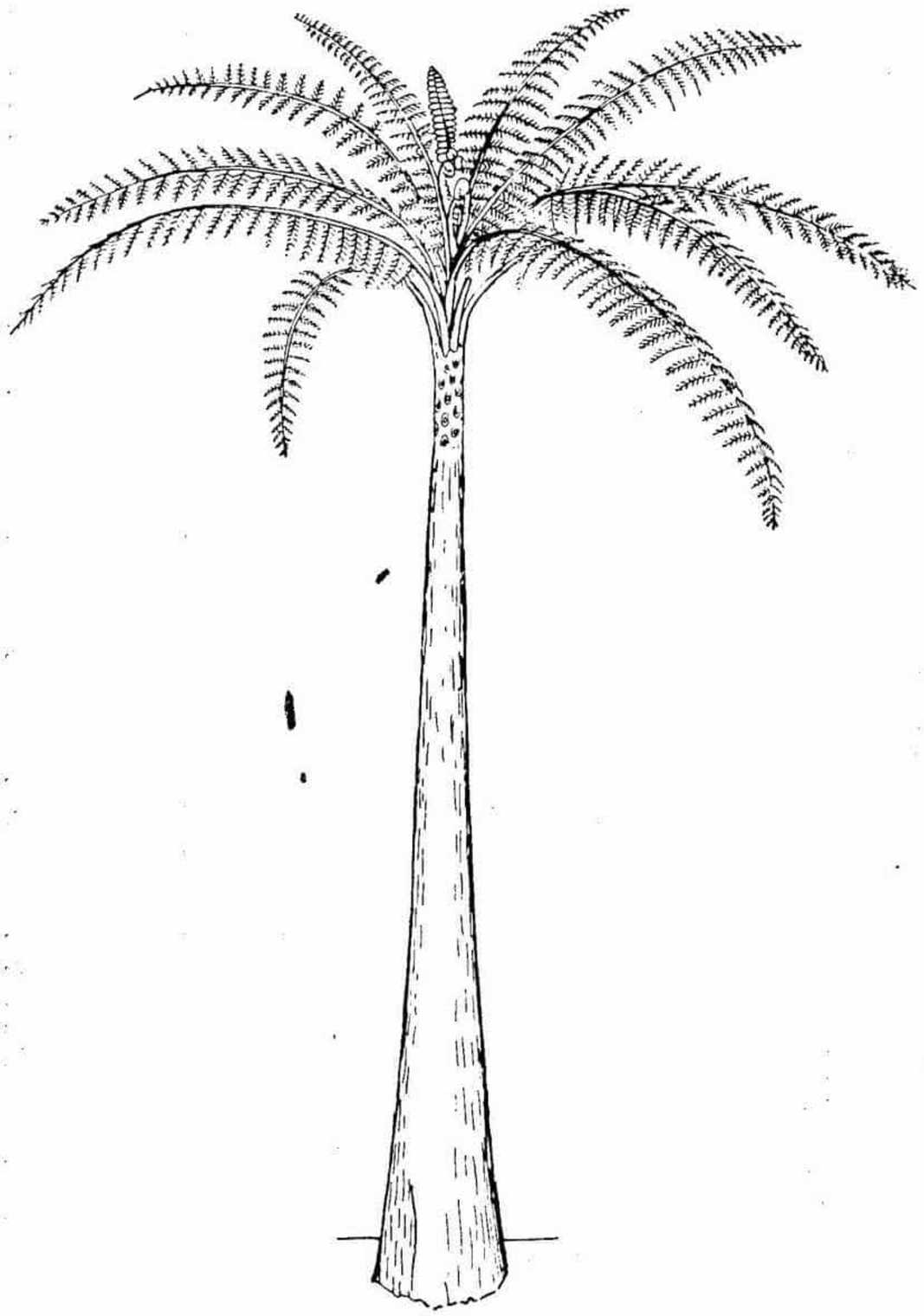


Fig. 66. — Reconstrucción de un árbol de *Psaronius* de unos 8 m de alto. (Adaptado de Morgan, 1959)

Psaronius Cotta 1832. Petrificaciones de troncos con una gruesa capa de raíces adventicias externas. Parte central de los troncos compuesta por haces conductores acintados, dispuestos concéntricamente y anastomosándose entre sí, rodeados de parénquima conjuntivo. Externamente, aparecen haces de tejido esclerenquimático que se disponen entre los elementos conductores. Rastros foliares en forma de U, con la concavidad mirando hacia el centro del tronco. Parte periférica con numerosas raíces adventicias compactadas por una masa parenquimática. Xilema de las raíces adventicias estrellado, rodeado por una funda cilíndrica de esclerénquima. Parénquima externo de las raíces adventicias compuesto por células que se separan dejando lagunas aerenquimáticas grandes. Ramificación dística (opuesta o alternada), verticilada o bien espiralada. (Figs. 66, 67).

Los moldes o improntas de estos troncos que muestran las bases foliares reciben el nombre genérico *Caulopteris*, cuando la filotaxia es espiralada, y *Megaphyton*, cuando es dística o verticilada.

Psaronius se conoce desde el Carbónico Superior hasta el Pérmico Inferior inclusive. En el Pérmico de Brasil, se ha descripto una hermosa petrificación por silicificación de un tronco que tiene más de ½ metro de diámetro: *P. brasiliensis*.

Diversas frondes fértiles de esta familia han sido descriptas en formaciones de edad paleozoica (Fig. 69). El género más importante, dado su cosmopolitismo y extensión estratigráfica es:

Asterotheca Presl 1845. Frondes varias veces pinnadas, con pinnas alargadas o lanceoladas y pínnulas pecopterídeas, separadas hasta la base, de márgenes paralelos, con una vena media y venas laterales simples, 2-3 veces furcadas. Pínnulas fértiles similares a las estériles en forma, tamaño y venación, llevando en su envés, a cada lado de la vena media, una hilera de sinangios subcirculares formados generalmente por 4-5 esporangios ovalados a piriformes, radialmente dispuestos alrededor de un receptáculo central, asentados sobre el limbo pinnular, con sus bases algo fusionadas. Carbónico-Triásico, Cosmopolita. (Lámina IX, fig. 1; Fig. 70.)

Especies argentinas:

1) *Asterotheca anderssonii* (Halle) Arch. y de la Sota, Pérmico, Sta. Cruz.

2) *A. falcata* de la Sota y Archangelsky, Triásico Sta. Cruz.
3) *A. feruglioi* Frenguelli, Pérmico, Chubut.
4) *A. hilariensis* Menéndez, Triásico, San Juan.
5) *A. menendezii* de la Sota y Archangelsky, Triásico, Sta. Cruz.
6) *A. piatnitzkyi* Frenguelli, Pérmico de Chubut y Sta. Cruz.
7) *A. singeri* Arch., Pérmico, Sta. Cruz.
8) *A. truempyi* Frenguelli, Triásico, Mendoza.
9) *Pecopteris (Asterotheca ?) frenguellii*, Arch. y de la Sota, Pérmico, Chubut.

Ptychocarpus Weiss 1869. Frondes varias veces pinnadas, con pinnas alargadas o lanceoladas, llevando pínnulas pecopterídeas de márgenes laterales fusionados en la base; pínnulas con una vena media y venas laterales simples. Sinangios en forma de cono truncado, compuestos por numerosos esporangios radialmente dispuestos alrededor de un receptáculo vascularizado.

Se conocen pocas especies del Carbónico y del Pérmico; es cosmopolita. En Argentina, algunas frondes estériles han sido reconocidas en el Pérmico Inferior de Patagonia y referidas con cierta duda a este género [*Pecopteris (Ptychocarpus?) unita* Bgt., Archangelsky y de la Sota 1960].

Dizeugotheca Archangelsky y de la Sota, 1960. Frondes 2-3 pinnadas, con raquis robusto. Segmentos alternos, alargados. Pinnas alternas a subopuestas, alargado-acintadas, superpuestas o no. Pínnulas alternas a subopuestas, contiguas a distanciadas, insertas subperpendicularmente al raquis, de tipo pecopteróideo (con una vena media y venas laterales abiertas). Fructificaciones constituidas por cápsulas ("esporangios") uniseriadas, oblongas, alargadas, agrupadas de a 4; 2 inferiores, poco visibles, y 2 superiores, localizadas en el envés de las pínnulas, horizontales en la lámina y perpendiculares a la vena media. Pínnulas fértiles iguales a las estériles [1]. (Fig. 71).

Especies argentinas:

1) *Dizeugotheca neuburgiae* Arch. y de la Sota, Pérmico. Santa Cruz.

[1] No estamos seguros de que las cápsulas sean verdaderos esporangios; podrían representar sacos polínicos en cuyo caso esta planta sería una *Pteridosperma*.

2) *D. waltonii* Arch. y de la Sota, Pérmico, Sta. Cruz.
3) *D. furcata* Arrondo, Pérmico, Santa Cruz.

Para Bolivia se ha citado, *D. branisae* Arrondo, en el Pérmico Inferior.

Existen otros géneros en la familia que se diferencian por la disposición de los sinangios y su forma. Citaremos entre ellos a *Scolecopteris*. (Lám. IX, fig. 2).

Subclase **Osmundidae**

Orden OSMUNDALES

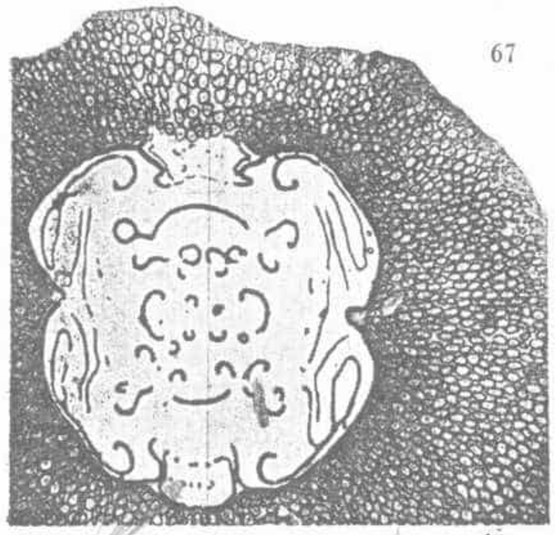
Este orden, con una sola familia, puede considerarse transicional entre las Filices eu y leptosporangiadas. Su característica es la de presentar esporangios que en parte son eusporangiados (con una pared formada por varias capas de células) y por otra son leptosporangiados, pero sin desarrollar un verdadero anillo. Algunos autores incluyen a las Osmundales dentro de las Filices leptosporangiadas, como familia que lleva caracteres de primitivez.

Afortunadamente disponemos de material petrificado de Osmundales ya a partir del Paleozoico. Ello ha permitido estudiar el desarrollo y las variaciones de la anatomía de los tallos hasta llegar a los representantes actuales. Menos datos disponemos en cambio de las

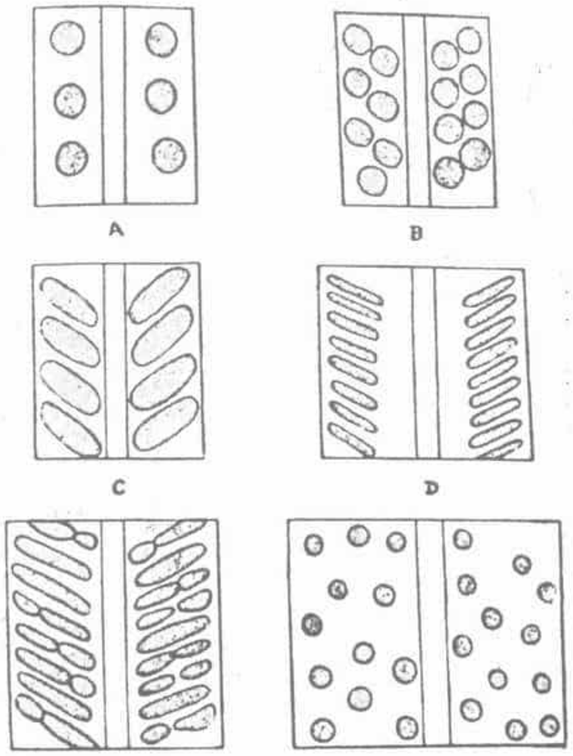
---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 67-71

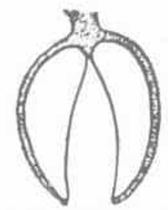
Figs. 67-71. — 67, *Psaronius brasiliensis* Bgt. Pérmico de Brasil. Muy reducido. Corte transversal de estípite mostrando en el centro las meristelas y una gruesa capa de raíces adventicias externas ; 68, Secuencia evolutiva de las fructificaciones de las Marattiáceas ; *a*) típica con condición uniseriada ; *b*) con dos hileras de esporangios a cada lado de la vena media ; *c*) soro lineal (*Eoangiopteris*) por fusión de *b* ; *d*) soro lineal cercano al margen (*Angiopteris*) ; *e*) fusión parcial de soros (*Danaea*) ; *f*) fusión ulterior (*Christensenia*). (De Mamay, 1950) ; 69, Dos posibles líneas de derivación de las fructificaciones de las Asterotecáceas, comenzando con una Primofilice (*Chorionopteris*) ; a la derecha, desarrollo de un columela central y esporangios fusionados ; a la izquierda, pérdida de la cubierta sinangial y pedicelo, con desarrollo de columela central, resultando en soros con esporangios libres. (De Mamay, 1950) ; 70, *Asterotheca menendezii* de la Sota et Arch. Triásico, Santa Cruz. *a* : disposición de pínnulas ; *b* : detalle de pínnula fértil ; *c* : detalle de los sinangios. (De de la Sota y Archangelsky, 1962) ; 71, *Dizeugotheca neuburgiae* Arch. et de la Sota, Pérmico, Argentina. Forma y venación de pínnulas estériles (izquierda) y detalle de las fructificaciones (derecha). (De Archangelsky y de la Sota, 1960).



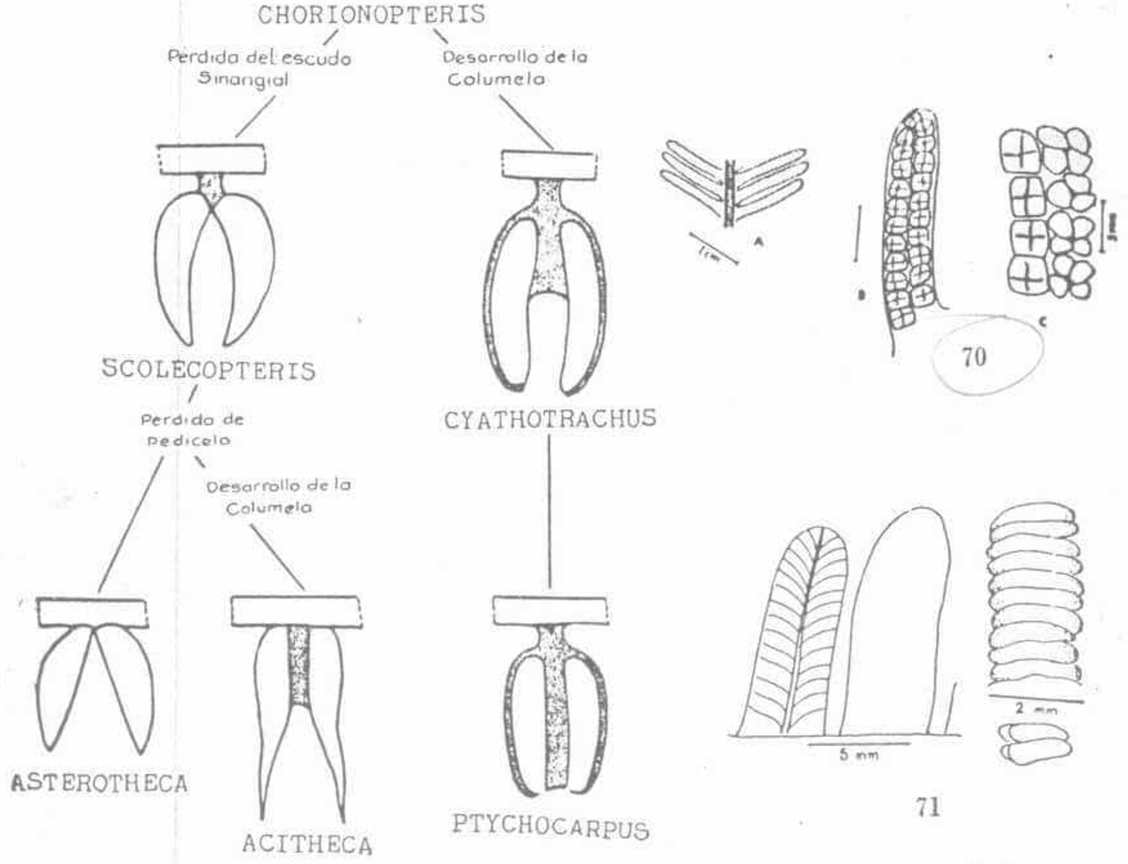
67



68



69



71

frondes fértiles, especialmente de los representantes más antiguos; sin embargo, parece que en este sentido no han habido modificaciones sustanciales entre las formas más antiguas y las más modernas.

Familia OSMUNDACEAE R. Brown 1810.

Compuesta por helechos con tallos erectos, cubiertos por pecíolos con expansiones estipulares en la base, que llevan hojas que son caducas. Los tallos tienen un fuerte desarrollo cortical en comparación con la reducida estela. Las frondes son grandes, repetidamente pinnadas y con pínnulas de venación abierta. Los esporangios son subesféricos, cortamente pedunculados, con dehiscencia lateral asistida por un casquete de células engrosadas. Esporos triletes, redondeados, con exina finamente esculturada. Actualmente viven tres géneros, de los cuales *Osmunda* y *Todea* son los dos más importantes. Habitan regiones pantanosas en zonas tropicales y templadas.

Al estado fósil conocemos en cambio más géneros, en especial de tallos petrificados.

Osmundacaulis Miller 1967 (= *Osmundites* Unger 1854)[1]. Tallos petrificados con una estela central reducida, desde sifonostélica hasta típicamente dictiostélica. Médula parenquimática. Rastros foliares al nacer, formando intersticios parenquimáticos en el xilema; el xilema tenía forma de U con su concavidad mirando hacia el centro del tallo; al penetrar en la corteza se rodeaban de un anillo esclerenquimático que hacia el exterior desarrollaba dos alas estipulares. Tejido esclerenquimático presente dentro de los rastros foliares y en las alas estipulares. Corteza diferenciada en interna y externa, esta última con células engrosadas. Numerosas raíces adventicias y pecíolos abortados presentes en la parte externa de los tallos, sumergidos en una masa parenquimática conjuntiva (Lám. IX, figs. 3, 4; Figs. 72, 74).

Se conocen varias especies en diferentes partes del mundo ya a partir del Triásico. hasta el Terciario inclusive. Para la Argentina se han descripto dos petrificaciones, una triásica, *O. herbstii* (Arch. y de la Sota 1693) y *O. patagonica* del Jurásico (Arch. y de la Sota 1962); ambas de la Provincia de Santa Cruz.

Otros tipos de petrificaciones han sido descriptos para material Paleozoico. De ellas interesa especialmente:

[1] Miller (1967) ha establecido el nuevo nombre *Osmundacaulis* porque el nombre *Osmundites* Unger 1854 estaba preocupado.

Thamnopteris Brongniart 1849. Tallos robustos con una estela maciza diferenciada en una parte interna de xilema primario y una parte periférica formada por xilema floema y endodermis. La emisión de los rastros se produce desde la parte externa del xilema, que forma protuberancias que luego se separan del cuerpo central. Habían dos cortezas claramente diferenciadas y la externa era esclerenquimática. Las bases foliares quedaban definidas al salir de la corteza, con el xilema en forma de U, rodeado por un anillo esclerenquimático. Entre los pecíolos se disponían numerosas raíces adventicias. (Fig. 73).

Se conocen varias especies de este género en el Pérmico de la URSS. La antigüedad de las mismas coincide con un tipo anatómico estructural primitivo, casi protostélico. Pero ya en el Triásico se han reconocido formas sifonostélicas con el cilindro central fragmentado debido a la emisión de rastros foliares.

Hay formas de Osmundales con médula que tiene traquéidas esparcidas (una médula mixta que es una variación de la protostela). Luego, hay formación de verdadera sifonostela con un cilindro vascular sin ningún tipo de fragmentación y una médula bien definida *(Osmundacaulis dunlopii)*. Luego, en algunas especies observamos que el anillo xilemático está más o menos fragmentado, y finalmente, en ciertas especies actuales de *Osmunda* y algunas fósiles de *Osmundacaulis*, observamos distintos grados de dictiostela. Algunas dictiostelas se caracterizan por presentar floema interno y endodermis interna, pero común a todo el cilindro fragmentado, mientras que otras tienden a ser dictiostelas casi perfectas al presentar endodermis propia rodeando grupos xilemáticos asociados; o sea que hay una tendencia a que cada meristela tenga su floema y endodermis individuales. Esto vendría a ser una dictiostela perfecta. Este último estado no se conoce en las formas actuales. y sólo en dos especies fósiles hay un acercamiento a la dictiostela (aunque la endodermis no alcanza a rodear exactamente todas y cada una de las meristelas).

Frondes fértiles y estériles que se refieren a esta familia se conocen en estratos preferentemente del Mesozoico.

Osmundopsis Harris 1931. Frondes bipinnadas, morfológicamente cladofleboides. Frondes fértiles tripinnadas con pínnulas de limbo fuertemente reducido que llevan pequeños esporangios esféricos a piriformes, con un anillo apical incompleto y transversal. y una hendidura longitudinal. Esporangios agrupados cerca de la vena media de la pínnula. Esporos subesfé-

ricos, triletes, con exinas espinosas o verrucosas. Triásico supeperior a Jurásico Superior de Eurasia.

Todites Seward 1900. Frondes bipinnadas. Pínnulas pecopterídeas, a veces transicionales a sfenopterídeas, de márgenes enteros a dentados. Pínnulas fértiles iguales a las estériles o algo más angostas, llevando esporangios conspicuos, subesféricos, sin anillos, dispuestos irregularmente en el envés pinnular. Esporos triletes, subesféricos a ovalcs, con exina gruesa espaciadamente espinosa a verrucosa. Triásico Superior a Jurásico Superior de Eurasia. En Argentina, tenemos la cita de este género en base a impresiones. (Fig. 76).

Especies argentinas:

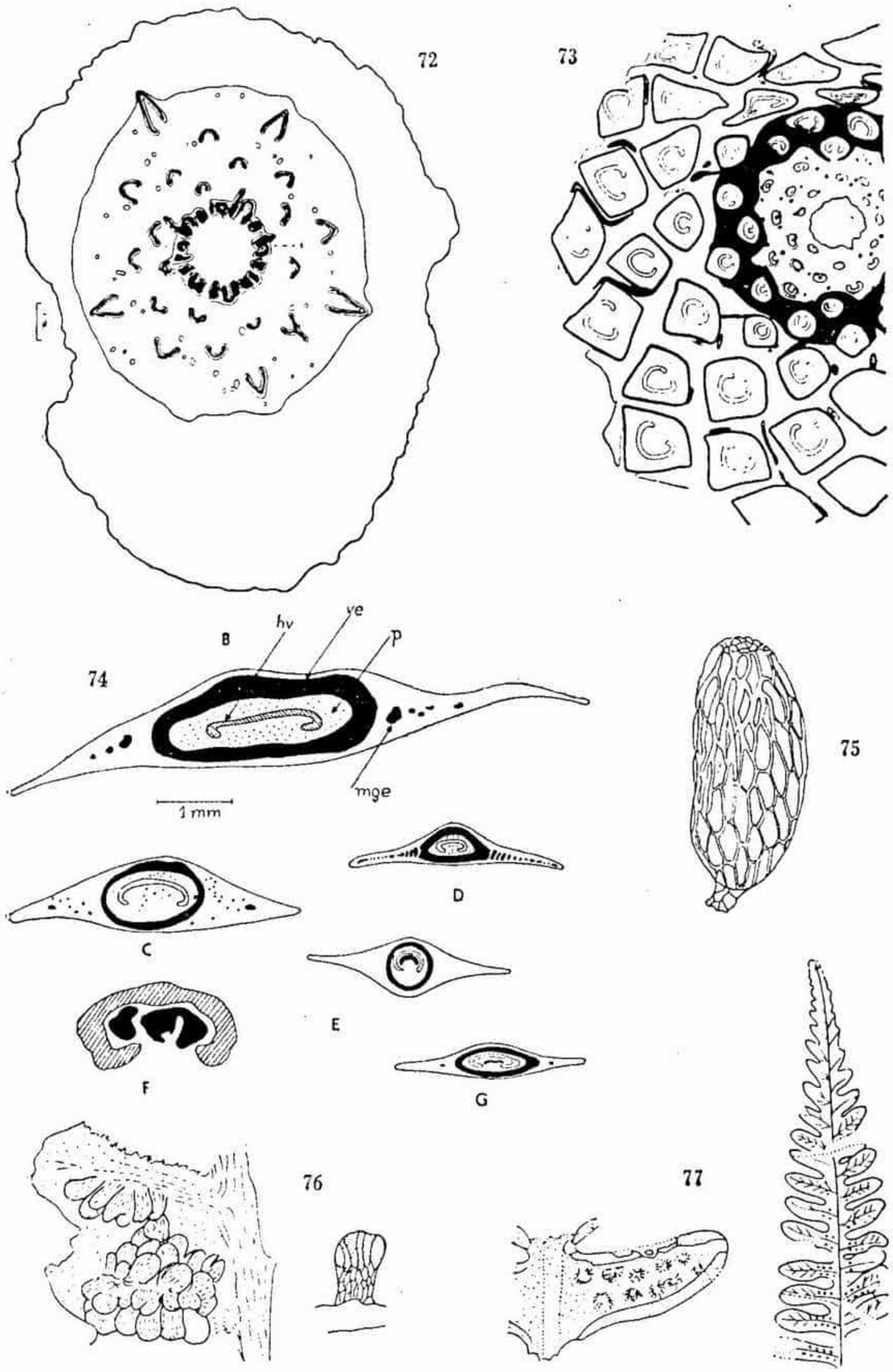
1) *Todites williamsoni* (Bgt.) Sew. Jurásico medio, Bajo de Los Baguales (subsuelo) Neuquén y Jurásico (medio?), Península antártica.
2) *Cladophlebis (Todites?) ugartei* Herbst, Liásico, Mendoza.

En sedimentos mesozoicos es muy frecuente hallar frondes pinnadas que se refieren al morfogénero *Cladophlebis* y que son probables representantes de esta familia. Sin embargo, este tipo morfológico de pínnulas no es exclusivo de las Osmundáceas y por lo tanto lo trataremos en el capítulo dedicado a morfogéneros.

Los esporos dispersos, especialmente frecuentes en depósitos meso-

LEYENDA DE LAS FIGURAS 72 77

Figs. 72-77. — 72, *Osmundacaulis braziliensis* (Andrews). Pérmico (?). Brasil. Sección transversal del estípite. (De Andrews, 1950); 73, *Thamnopteris schlechtendalii* (Eichwald) Bgt. Pérmico, Rusia. Sección transversal de estípite (adaptación de Delevoryas, 1963); 74, Cortes transversales de pecíolos de diferentes especies de *Osmundacaulis*. B: *O. herbstii* Arch. y de la Sota (Triásico, Argentina); C: *O. sahnii* Vishnu-Mittre (Jurásico, India); D: *O. gibbina* Kidst. et G. Vaughan (Jurásico Australia y Nueva Zelandia); E: *O. natalensis* Schelpe (Cretácico, Africa); F: *O. atherstonei* Schelpe (Cretácico, Africa); G: *O. patagonica* Arch. et de la Sota (Jurásico, Argentina). (De Archangelsky y de la Sota, 1963). *hv*: grupo de traquéidas de la base foliar; *ve*: vaina esclerosada; *p*: parénquima del interior de la vaina; *mge*: grupos mecánicos de las alas estipulares; 75, *Senftenbergia sturi* (Sterzel) Radforth. Carbónico de Europa. Esporangio maduro mostrando células apicales más engrosadas (de Radforth, 1938); 76, *Todites denticulata* (Bgt). Jurásico de Europa. Pínnula fértil y detalle de un esporangio con anillo apical (ca. 10 y 20 aumentos, respectivamente). (De Harris, 1961); 77, *Klukia exilis* (Phill.). Jurásico de Europa. Aspecto de una porción de pinna fértil (*a*) y detalle de la misma (*b*), llevando esporangios. Ca. 5 aumentos. (Adaptado de Harris, 1961).



zoicos y que se asemejan morfológicamente a los esporos de las Osmundáceas actuales y fósiles conocidas de fructificaciones *in situ*, reciben el nombre genérico de *Osmundacidites*. (Lám. VIII, fig. 8).

Subclase **Filicidae (= Leptosporangiatae** p. p.)

En esta subclase se agrupan todos aquellos helechos que presentan esporangios originados a partir de una célula epidérmica con pared uniestratificada y con un verdadero anillo. Difiere de las Osmundidae porque los pecíolos no tienen expansiones estipulares.

En esta subclase reconocemos un solo orden representado por helechos isosporados.

Orden FILICALES

En este orden se reúnen las familias de helechos que tienen mayor número de representantes vivientes. Se caracterizan fundamentalmente por los esporangios de un tipo leptosporangiado (con una pared delicada, formada por una sola capa de células en espesor). Estos esporangios delicados, presentan estructuras en forma de engrosamientos llamados anillos, que permiten mantener coherentes a los esporangios y asimismo asisten a los mismos en la función de dehiscencia y diseminación de los esporos.

La Filicales pueden ser arborescentes a herbáceas, y viven en ambientes diferentes, desde secos hasta húmedos. Algunas familias tienen una antigüedad geológica notable, que las remonta al Paleozoico (como las Schizaeaceae o Gleicheniaceae). Otras, en cambio, fueron muy importantes durante el Mesozoico (Dipteridaceae), mientras que ciertas familias son relativamente modernas y dominan en el panorama pteridológico actual (Polypodiaceae *sensu lato*).

Si bien para la clasificación de las familias se ha utilizado el carácter de posición y extensión del anillo de los esporangios, los pteridólogos modernos consideran otros caracteres. De allí se desprende una aparente "atomización" en órdenes y familias de leptosporangiadas y son varios los sistemas actualmente en boga. Tal como con los otros grupos vegetales, preferimos seguir los lineamientos de una clasificación de tipo "clásico", la que por otra parte, responde con bastante solvencia para los grupos que tienen importancia geológica. En el caso especial de las "polipodiáceas" en sentido amplio, he seguido el criterio de clasificación sustentado por Copeland (1948), quien segrega las siguientes familias: Polypodiaceae *(s. str.)*, Pteridaceae, Aspidiaceae, Aspleniaceae y Blechnaceae.

La familia Dipteridaceae, considerada por algunos autores dentro de las Polypodiaceae, presenta suficientes caracteres diferenciativos para conformar una entidad independiente.

Familia SCHIZAEACEAE Kaulfuss 1824.

Son helechos erectos o rastreros, con frondes de división pinnada o palmada. La venación puede ser de tipo abierto o bien reticulada. Esporangios en general robustos y aislados (sin formar soros), sésiles o cortamente pedunculados, marginales o dispuestos en el envés pinnular, y con anillo apical completo a modo de casquete. Los esporos son típicos, con escultura cicatricosa o canaliculada, o fuertemente verrugosa; pueden ser monoletes o triletes. Aparecieron en el Período Carbónico, pero parecen haber dominado durante la segunda mitad del Mesozoico (según lo indica el registro palinológico). Los géneros vivientes son *Anemia*, *Mohria*, *Lygodium* y *Schizaea*. Si bien no es frecuente el hallazgo de frondes que sin duda puedan referirse a estos géneros, son importantes los hallazgos de esporos, tanto monoletes como triletes, que son idénticos a los de las especies vivientes. Tales esporos comienzan a aparecer en el Jurásico y se hacen muy frecuentes en el Cretácico Inferior. Son prácticamente cosmopolitas. Algunos autores denominan a estos esporos con los mismos nombres genéricos de las plantas vivientes. Esta costumbre, sin embargo, es discutible por cuanto necesitamos conocer todas las partes de la planta para estar seguros de la clasificación. Preferimos usar nombres morfogenéricos para estos esporos, aunque su pertenencia a las Schizaeaceae ofrezca pocas dudas.

Los géneros más importantes que se asignan a esta familia son:

Dactylotheca Zeiller 1883. Frondes multipinnadas. Pinnas ovales a lineal-lanceoladas. Pínnulas pecopteróideas. En la base de las pinnas mayores pueden desarrollarse aflebias. Pínnulas fértiles más reducidas, cubiertas en el envés por esporangios ubicados sobre los extremos de las venas laterales. Esporangios oval-alargados, con ápice agudo. Carbónico-Pérmico Inferior de Eurasia.

Improntas de pínnulas estériles y fértiles han sido referidas a *Pecopteris (Dactylotheca?) hirundinis* Arch. y de la Sota, para el Pérmico de Santa Cruz.

Las improntas de los estípites corresponden al morfogénero *Megaphyton*, con marcas de grandes bases foliares opuestas y dísticas. *Dactylotheca* fue incluido en esta familia fundamentalmente por el hecho de haberse encontrado un engrosamiento apical en los esporangios, similares a los del género *Senftenbergia*.

Senftenbergia Corda 1845. Frondes robustas, por lo menos 3-pinnadas. Pinnas lineal-lanceoladas. Pínnulas pequeñas, pecopteróideas, con vena media robusta. Pínnulas fértiles similares a las estériles llevando esporangios sobre las venas laterales a cada lado de la vena media, a veces ocupando toda la distancia hasta el margen pinnular. Esporangios ovales, algo más angostos en los ápices donde llevan un anillo completo en forma de casquete. Dehiscencia marcada por una franja longitudinal de células alargadas que llega casi hasta la base del esporangio. Carbónico de Eurasia y Norte América. (Fig. 75).

Klukia Raciborski 1890. Frondes hasta 4 veces pinnadas. Pínnulas pecopteróideas de márgenes enteros o crenulados. Esporangios ubicados en el envés pinnular en dos series de 3-12 a cada lado de la vena media con sus ápices sobre ésta. Esporangios aislados, robustos, ovales, con casquete de células engrosadas en el ápice y con dehiscencia longitudinal. Esporos triletes con exina fuertemente esculturada. Jurásico Inferior a Cretácico Inferior de Eurasia. (Fig. 77).

Para Argentina se citó *Cladophlebis (Klukia?) exilis* (Phill.) para el Jurásico de la Península Antártica.

Ruffordia Seward 1894. Frondes de contorno subtriangular, 3-4 veces pinnadas. Pinnas asimétricas, con pínnulas sfenopterídeas, lobuladas. Pinnas fértiles más reducidas, con esporangios dispuestos en el envés de las pínnulas. Esporangios robustos, simples, con anillo apical. Esporos triletes, típicamente cicatricosos.

Este género es cosmopolita y típico del Cretácico Inferior (algunas referencias atribuidas al Jurásico son dudosas, y ya fueron parcialmente descartadas). En Argentina, para el Cretácico Inferior de Santa Cruz, se ha citado *R. goepperti* (Dunker), especie típica del género.

Citas más dudosas de la especie se registraron para el Jurásico de la Península Antártica y Santa Cruz.

Stachypteris Pomel, 1849. Frondes fértiles y estériles similares, varias veces pinnadas. Partes fértiles en forma de espigas terminales sobre los raquises de las pinnas dorsiventrales, compuestas por una serie de pínnulas reducidas por encima y con dos hileras de esporangios por abajo. Esporangios con anillos bien desarrollados, dispuestos en forma oblicua. Esporos triletes fuertemente esculturados. Jurásico de Eurasia. (Fig. 78).

Como se ha mencionado, los esporos de esta familia son muy característicos. Pueden ser monoletes o triletes, pero en su gran mayoría presentan esculturaciones cicatricosas o acanaladas, paralelas entre sí (géneros *Cicatricosisporites* [Lám. VIII, fig. 6], *Contignisporites)*, o bien pueden hallarse cubiertos por granulaciones más o menos conspicuas, que se hacen más marcadas o se fusionan hacia los ángulos, o forman gruesos retículos (géneros *Trilobosporites* [Lám. VIII, figura 5], *Klukisporites*). Como este tipo de esporo es sumamente característico, y exclusivo de esta familia, su hallazgo en los sedimentos confirma la presencia de las Schizaeaceae. De esta manera, el análisis palinológico puede constituirse en un importante factor en la determinación de la presencia de ciertos grupos vegetales, a falta de elementos megascópicos.

Especies argentinas de esporos de Schizaeaceae:

1) *Cicatricosisporites australiensis* (Cookson) Potonié, Cretácico Inf. Santa Cruz.
2) *C. hughesii* Dettmann, Cretácico Inf. Santa Cruz.
3) *C.* cf. *ethmos* (Delc. y Sprumont) Archangelsky y Gamerro, Cretácico Inferior Santa Cruz.
4) *C. giganteus* Archangelsky-Gamerro, Cretácico Inf. Sta. Cruz.
5) *C. ticoensis* Archangelsky y Gamerro, Cretácico Inf. Santa Cruz.
6) *C. baqueroensis* Archangelsky y Gamerro, Cretácico Inf. Santa Cruz.
7) *C. annulatus* Archangelsky y Gamerro, Cretácico Inf. Santa Cruz.
8) *Trilobosporites trioreticulosus*, Cretácico Inf. Santa Cruz.
9) *T. apiverrucatus*, Cretácico Inf. Santa Cruz.
10) *T. purverulentus* (Verbit.) Dettmann, Cretácico Inf. Santa Cruz.
11) *Contignisporites cooksonii*, Cretácico Inf. Santa Cruz.

Familia GLEICHENIACEAE (R. Br.) Kaulfuss.

Esta importante familia de helechos ha tenido notable desarrollo en las postrimerías del Mesozoico y fue, en esa época, prácticamente cosmopolita. Estos helechos poseen tallos rastreros o erectos, delgados, ramificados dicotómicamente. Las frondes son robustas, 2-3 veces pinnadas, con ráquises falsamente dicótomos (por la interrupción del crecimiento en el ápice del pecíolo y demás ejes, motivado por la presencia de yemas terminales durmientes). Pínnulas generalmente reducidas. Esporangios agrupados en soros que se disponen en el envés de las pínnulas; son robustos, piriformes con un corto pedúnculo. Anillo casi completo, oblicuo u horizontal. Esporos monoletes y triletes, generalmente de exinas lisas. Los primeros representantes se remontan al Paleozoico (Carbónico) y viven actualmente en regiones tropicales y templadas del Hemisferio Austral.

En Paleontología interesan fundamentalmente dos géneros:

Oligocarpia Goeppert 1841. Frondes robustas, tripinnadas, llevando aflebias en la base de pinnas de primer orden. Pinnas alternas, lanceoladas, algo separadas. Pínnulas desde sfenopterídeas a pecopterídeas, con venación abierta. Pínnulas fértiles algo reducidas, llevando soros marginales con 4 o más esporangios piriformes, con anillo casi completo, oblicuo u horizontal. Esporos triletes, lisos. Carbónico de Europa y Norte América. (Fig. 79).

Gleichenites Seward 1926. Frondes hasta 3 veces pinnadas, con ráquises falsamente dicotomizados. Pínnulas pecopteróideas. Soros en el envés pinnular, compuestos por 2-8 esporangios con un anillo horizontal casi completo, y ubicados sobre las venas laterales. Esporos triletes lisos o finamente granulados. Triásico a Terciario. Cosmopolita. (Lám. X, fig. 3; Fig. 80).

Las características morfológicas de este género, coinciden con el viviente *Gleichenia*, hecho por el cual algunos autores prefieren el uso de este último nombre. Sin embargo, faltan algunos elementos para poder estar seguros de tal identidad, especialmente material petrificado de tallos.

Especies argentinas:

1) *Gleichenites argentinica* Berry, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

2) *G. feruglioi* Herbst, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
3) *G. juliensis* Herbst, Jurásico Medio-Superior, Santa Cruz.
4) *G.* cf. *micromerus* Heer, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
5) *G. piatnitzkyi* Berry, Cretácico Superior, Santa Cruz.
6) *G. san-martinii* Halle, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
7) *G. vegagrandis* Herbst, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Los esporos triletes de *Gleichenia* son bastante característicos. Se los ha descripto con el nombre genérico *Gleicheniidites* (Lám. VIII, fig. 7) cuando se encuentran dispersos en los sedimentos. En Argentina, ese género se conoce en estratos del Cretácico Inferior de Santa Cruz.

Familia HYMENOPHYLLACEAE Gaudichaud 1826.

Esta familia está representada por formas pequeñas, con tallos postrados y protostélicos. Las frondes llevan pínnulas delicadas (constituidas por una sola capa de células y sin estomas) uni a plurinervadas, y las fértiles tienen soros marginales o apicales, protegidos por un indusio. Los esporangios son sésiles y cortamente pedunculados, con un anillo completo, oblicuo o transversal. Los esporos son triletes y tienen una exina finamente esculturada. Las formas fósiles que presentan semejanza con las actuales, se describen con el nombre genérico *Hymenophyllites* Goeppert 1836. Este género se conoce desde el Carbónico hasta el Cretácico Superior en Europa y Norteamérica.

Familia DICKSONIACEAE (Presl 1836) Bower.

Generalmente se trata de helechos arborescentes, con troncos erectos y una corona de frondes pinnadamente divididas. Pínnulas fértiles, generalmente más reducidas que las estériles. Los soros son marginales y se ubican en los extremos de las venillas, cubiertos por indusios cupuliformes (subfamilia Thyrsopteridoideae) o bivalvos (subfamilia Dicksonioideae). Los esporangios tienen pedúnculos alargados y anillos oblicuos a verticales casi completos. Se conocen a partir del Mesozoico Medio y actualmente se hallan restringidos a 4 géneros de áreas reducidas a regiones tropicales y templadas del Hemisferio Austral. Varios son los géneros fósiles asignados a esta familia, algunos con representantes en Argentina.

Coniopteris Brongniart 1849. Raquis liso o piloso, pero sin escamas. Frondes dos o más veces pinnadas. En frondes estériles,

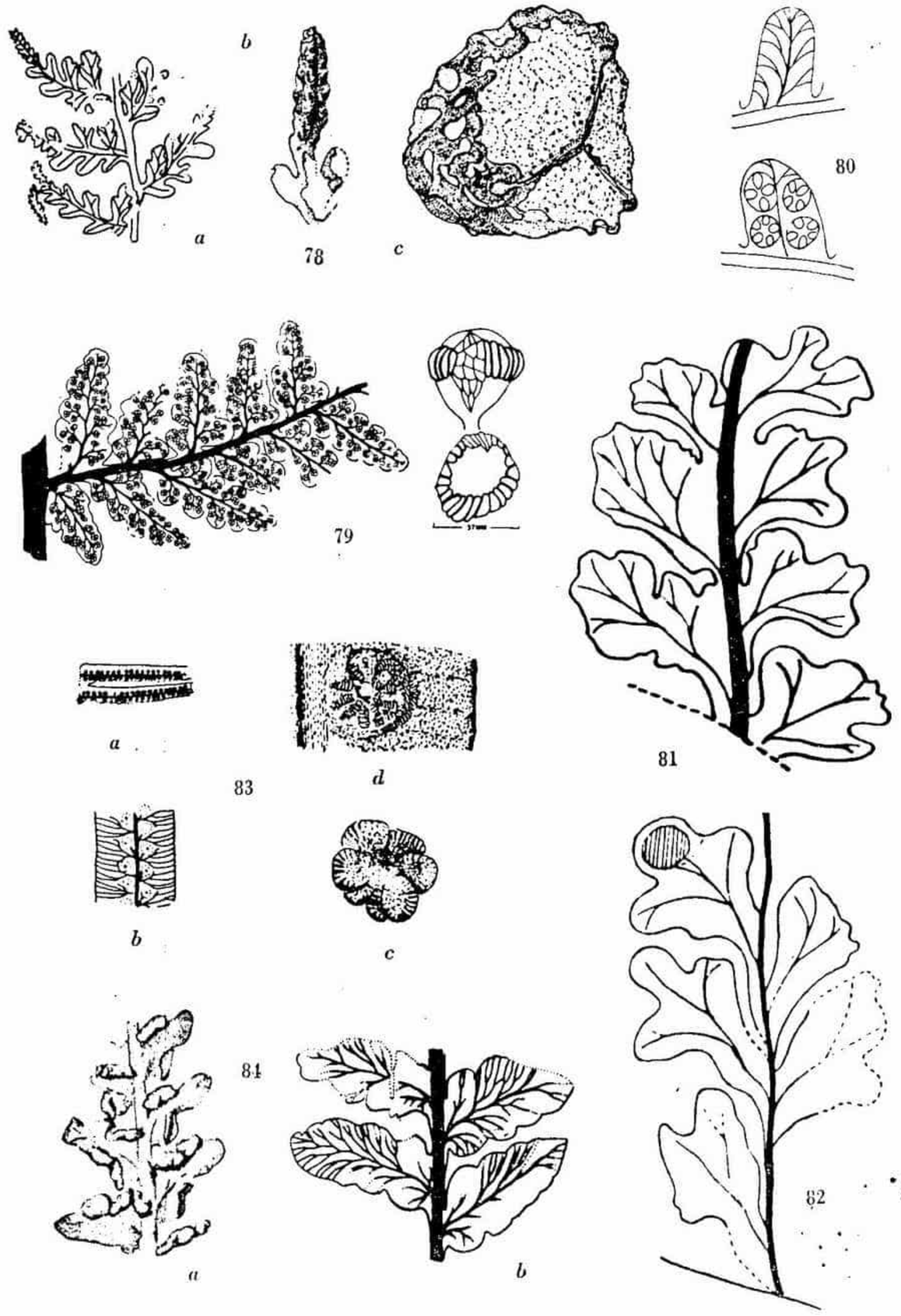
pinnas divididas en pínnulas cuneiformes o finamente disectas. En frondes fértiles, segmentos con soros marginales en los extremos de venas laterales, o soros pedunculados.Soros con receptáculo corto y un indusio cupuliforme, a veces achatado en el plano de la lámina, o más o menos dividido en lóbulos superior e inferior. Esporangios pequeños, algo cuneiformes, con anillo bien desarrollado, casi vertical, probablemente completo. Pedúnculo corto y grueso. Esporos redondeados, tetraédricos, con exina casi lisa. Jurásico inferior a Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Figs. 81, 82).

Especies argentinas:

1) *Coniopteris leucopetraea* Herbst. Liásico, Santa Cruz.
2) *C. harringtonii* Frenguelli, Triásico, San Juan (esta especie está mal caracterizada y su biocrón excede los límites inferiores dados para la familia).
3) *C. hymenophylloides* (Brongniart) Seward, Jurásico Medio de la Península antártica.
4) *C. ? lobata* (Oldham). Jurásico Medio, Península antártica.
5) *C. meschiana* Herbst. Liásico, Chubut.
6) *C.* cf. *nephrocarpa* (Bunbury). Jurásico Medio, Península antártica.
7) *C. walkomii* Frenguelli. Triásico, San Juan (con las mismas reservas que para *C. harringtonii*).
8) *Sphenopteris (Coniopteris ?) permira*, Frenguelli, Liásico, Neuquén.

LEYENDA DE LAS FIGURAS 78-84

Figs. 78-84. — 78, *Stachypteris spicans* Pomel. Jurásico de Europa. *a*: porción de fronde (algo reducido); *b*: detalle de la inserción de pínnula fértil (ca. 5 aumentos); *c*: esporo (500 aumentos). (De Harris, 1961); 79, *Oligocarpia capitata* (D. White) Abbott. Carbónico. USA. Porción de fronde fértil (algo reducido) y detalle de dos esporangios. (de Abbott, 1954); 80, *Gleichenites argentinica* Herbst. Cretácico Inferior. Santa Cruz. Pínnulas estéril y fértil (algo ampliado). (De Herbst, 1962): 81-82, *Coniopteris leucopetraea* Herbst, Liásico de Santa Cruz. Porciones de pinnas estéril y fértil, respectivamente (ampliado). (De Herbst, 1961); 83, *Phlebopteris Woodwardii* Leckenby. Jurásico de Europa. *a*: pinnas fértiles (× 0.5); *b*: porción de pinna (ca. 1.8 aumentos); *c-d*: soros (ca. 1.5 aumentos). (De Harris, 1961); 84, *Dicksonia mariopteris* Wilson et Yates. Jurásico de Europa. Porción de fronde (B) y detalle de la parte fértil (× 2). (De Harris, 1961).



9) *Cladophlebis (Coniopteris ?) arguta* (L. y H.), Jurásico, Península antártica.

Kylikipteris Harris 1961. Frondes grandes, varias veces pinnadas, con ramificación catadrómica. En segmentos estériles, pínnulas pecopteróideas, con venas laterales bifurcadas. En segmentos fértiles, pínnulas reducidas a un eje que lleva un robusto indusio hemisférico, cupuliforme. Receptáculo largo y claviforme en el medio del indusio. Esporangios numerosos, pequeños, cayéndose luego de la dehiscencia. Esporos triletes y lisos. Jurásico de Eurasia y Antártida.

En Argentina, Halle (1913) describió *Cladophlebis (Coniopteris ?) arguta* (L. y H.), en base a fragmentos de frondes estériles procedentes del Jurásico de la Península antártica. Frenguelli (1947) dio un nuevo nombre específico a esa forma, pero Harris (1961) opina que posiblemente este fósil se asemeja a la especie típica de su nuevo género, *Kylikipteris arguta.*

Eboracia Thomas 1911. Frondes bipinnadas, con pínnulas pecopteróideas en forma y venación. Soros marginales con receptáculo alargado, rodeado por un indusio cilíndrico. Esporangios cortamente pedunculados, con un anillo bien desarrollado. Esporos triletes y lisos. Rético - Jurásico Medio de Eurasia.

En Argentina se citó *Cladophlebis (Eboracia ?) lobifolia* (Phill.) para el Jurásico de la Península antártica.

Dicksonia L'Héritier 1788. Género viviente, que se caracteriza porque los soros son anchos y se hallan protegidos por un indusio compuesto de dos valvas iguales y robustas. Se conoce desde el Jurásico. En Argentina, Berry (1938) describió *D. patagonica* para el Terciario de Río Negro. (Fig. 84).

Gonatosorus Raciborski 1894. Frondes no muy grandes, bipinadas. Pínnulas pequeñas, pecopteróideas, con la base algo constricta y márgenes desde enteros a lobulados. Pínnulas fértiles similares a las estériles. Soros ovales, robustos, con indusios bivalvos; un soro por pínnula, ubicado en la base del margen superior, algo saliente. Esporangios numerosos, rodeados por un visible anillo. Jurásico - Cretácico Inferior de Eurasia. Una especie es gondwánica, de la India.

Ciertas petrificaciones de troncos del Jurásico Superior, Cretácico y Terciario, se asignan con probabilidad a esta familia, aunque por los caracteres reconocidos también pueden pertenecer a las Cyatheaceae. *Protopteris* Sternberg 1838, es un tipo de ellas. Se caracteriza por presentar externamente bases foliares dispuestas espiraladamente y numerosas marcas dejadas por las raíces adventicias. El cilindro vascular es dictiostélico y la médula parenquimática es amplia. Externamente e internamente al cilindro vascular se desarrollaba un cilindro (completo o incompleto) de esclerénquima.

Para el Cretácico Superior de Chile (Cerro Guido), Menéndez (1966) señaló la presencia de una especie del género *Thyrsopteris*, *T. antiqua* Men., que actualmente tiene su área restringida a la isla Juan Fernández, Chile.

Familia PTERIDACEAE Gaudichaud 1826 (sensu Copeland).

Estos helechos tienen tallos rastreros hasta erectos, cubiertos por pelos o escamas. Las frondes son generalmente pinnadas, homomórficas, a veces dimórficas. La disposición de los soros varía; puede ser marginal o en el envés pinnular. Los soros tienen o no indusio; en este último caso, se hallan protegidos por repliegues de los márgenes pinnulares. Los esporangios son pequeños y pedunculados, con un anillo incompleto, vertical u oblicuo.

Actualmente, la familia tiene numerosos representantes (más de 60 géneros), principalmente en las regiones tropicales y son cosmopolitas. Al estado fósil se conocen con certeza a partir del Cretácico Inferior. Sin embargo, ciertos esporos hallados dispersos en los sedimentos, y que son similares a los actuales, han sido encontrados ya a partir del Triásico.

Onychiopsis Yokoyama 1890. Frondes 2-3 veces pinnadas. Pinnas lanceoladas llevando pínnulas angostas, linear lanceoladas, de márgenes enteros o serruados. Venación pinnada, con venas laterales simples muy delicadas. Pínnulas fértiles algo modificadas, en forma de cápsula oval-lanceoladas que incluyen los soros. Es un género típico del Cretácico Inferior y su distribución es cosmopolita.

Las frondes estériles suelen asignarse al morfogénero *Sphenopteris*, y como tales han sido descriptas para Argentina.

Sphenopteris (Onychiopsis?) psilotoides Stokes y Webb, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Numerosos géneros que viven en la actualidad han sido señalados para estratos de antigüedad terciaria, en base a impresiones de frondes generalmente estériles. Para Argentina tenemos las siguientes referencias:

1) *Adiantum patagonicum* Berry, Terciario, Santa Cruz.
2) *Pteris nirihuaoensis* Berry, Terciario, Río Negro.

Existe un morfogénero fósil, *Adiantites* Goeppert 1836, que originalmente se describió para frondes de hábito similar al género *Adiantum*, y para ejemplares del Paleozoico. Kidston (1923) redefinió este morfogénero y lo circunscribió a formas paleozoicas, probablemente pertenecientes a las Pteridospermas. De tal manera, las formas mesozoicas y terciarias, excluidas de *Adiantites*, han sido reagrupadas y definidas bajo un nuevo nombre:

Adiantopteris Vassilevskaja 1963. Frondes de un tipo similar a *Adiantum*, pinnadas, con ráquises delicados. Pínnulas en forma de abanico, subcirculares o triangular-cordadas, oval-rómbicas, cuneiformes, más o menos simétricas, cortamente pecioladas o sésiles, de márgenes enteros, dentados o lobulados. Venación en abanico, dicotómica, delicada y densa. Jurásico Superior al Terciario inclusive.

Recientemente, Arnold y Daugherty (1963 y 1964) estudiaron las primeras petrificaciones de rizomas terciarios (Eoceno de USA) que asignaron a los géneros *Acrostichum* y *Dennstaedtiopsis*.

Ciertos tipos de esporos que suelen hallarse en los sedimentos del Mesozoico, presentan semejanza con esporos de especies vivientes de esta familia. Son triletes, con marcados cíngulos y esculturaciones distales muy pronunciadas.

Familia CYATHEACEAE Kaulfuss 1824.

Son helechos fundamentalmente arborescentes, con troncos erectos y coronas de grandes frondes. La estructura de los troncos es dictiostélica. Las frondes son multipinnadas; la superficie inferior de las mismas y sus ráquises están densamente cubiertos por escamas; a veces hay aflebias. Los soros son redondeados y tienen indusio o no; se ubican

en el envés de las pínnulas a ambos lados de la vena media. Los indusios tienen simetría radial y son cupuliformes o globosos. Esporangios pequeños, cortamente pedunculados, con anillo oblicuo a vertical casi completo. Esporos triletes con exina lisa o esculturada. Los géneros vivientes habitan regiones tropicales, subtropicales y excepcionalmente templadas. La antigüedad de la familia se remonta al Jurásico, conociéndose sus troncos petrificados.

En Argentina se ha descripto un género nuevo para el Terciario de Neuquén basado en un tallo silicificado.

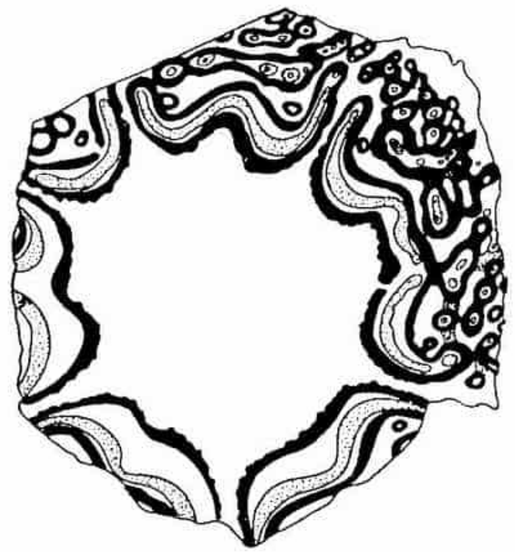


Fig. 85. — *Alsophilocaulis calveloi* Menéndez. Terciario de Argentina. Sección transversal de tallo mostrando las meristelas (punteado) y esclerénquima (negro). (Adaptado de Menéndez. 1961).

Alsophilocaulis Menéndez 1961. Tallo de helecho arborescente; estela anfiflóica, dictiostélica; meristelas en forma de U o W; con los extremos hacia afuera, rodeadas completamente por vainas esclerenquimáticas; médula con hacecillos vasculares y fibrosos; zona cortical con rastros foliares, hacecillos vasculares y fibrosos (dictiostela "alsofílica"); epidermis (?). (Fig. 85).

Otras referencias de Cyatheaceae para Argentina se basan en improntas:

1) *Alsophila antarctica* Christ. Terciario, Río Negro.
2) *Alsophyllites* sp. Terciario, Río Negro.

La Familia Protocyatheaceae, que tiene un representante sudamericano viviente, *Lophosoria*, ya se conoce a través de sus esporos carac-

terísticos (Lám. I. fig. 5; Lám. VIII, fig. 4), a partir del Cretácico Inferior en las tafofloras patagónicas.

Familia ASPIDIACEAE Gray 1821.

Son helechos terrestres con tallos rastreros o erectos a veces formando tronco; la estructura es dictiostélica. Las frondes son pinnadas, uniformes, a veces dimórficas. Soros típicamente dorsales muy raramente marginales o extramarginales, redondeados o alargados, o bien con los esporangios extendidos uniformemente a lo largo de las venas, con indusio o sin él; anillo longitudinal interrumpido por un pie. Esporos monoletes con perisporio. Hay más de 60 géneros, entre los cuales *Woodsia*, *Dryopteris* y *Onoclea* son importantes.

Para Argentina se ha citado *Dryopteris problematicus* Berry en el Cretácico Superior de Santa Cruz y Chubut.

Un género fósil del Jurásico de Europa, *Aspidistes* Harris 1961, fue tentativamente asignado a esta familia, pero sus esporos son triletes.

Familia BLECHNACEAE Presl 1836.

Helechos con tallos rastreros o erectos, a veces formando un tronco dictiostélico. Frondes generalmente grandes y robustas, pinnadas. Venas laterales ramificadas y anastomosadas formando aréolas a cada lado de la vena media. Soros en las venas laterales formando cenosoros, generalmente con indusio. Esporangios grandes con anillo longitudinal interrumpido. Esporos monoletes en general sin perisporio.

El género más característico de la familia es *Blechnum* que ha sido citado como fósil para Argentina:

B. turbioense Fr. en el Terciario de Santa Cruz.

Familia ASPLENIACEAE Gray 1921.

Terrestres, a veces epifitas, nunca arborescentes. Tallos rastreros o suberectos, dictiostélicos. Frondes simples o compuestas, de textura firme. Venas dicótomas abiertas o anastomosadas, soros alargados a lo largo de las venillas con indusio. Pedicelo en gran parte formado por una simple hilera de células con anillo longitudinal incompleto. Esporos monoletes. El género más característico es *Asplenium* L. y ha sido citado para Argentina y Chile:

1) *Asplenium dicksonianum* Heer, Cretácico Superior, Cerro Guido.

2) *A. insertum* Berry, Terciario, Río Negro.

3) *Asplenites lanceolatus* Halle, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Familia MATONIACEAE Presl 1848.

Helechos de tallos rastreros, a veces dicotomizados, solenostélicos. Frondes robustas en forma de abanico, de hasta 2 m, con un raquis principal fuerte que emite ráquises de pinnas a ambos lados en un solo punto; estos ráquises, a su vez, emiten otros siempre en senido abaxial. Las pinnas son alargadas y producen pínnulas a ambos lados de los ráquises. La ramificación de la hoja es por lo tanto monopodial en un comienzo, y luego, las dos ramas laterales se dividen en forma simpodial. La venación de las pínnulas es pinnada o pseudopinnada. Los soros se disponen en dos series a los lados de las venas medianas de las pínnulas y son redondeados. Los esporangios se ubican alrededor de un receptáculo columnar que desarrolla un indusio en forma de escudo, el que puede sin embargo faltar (en formas fósiles). Los esporangios son robustos y tienen un anillo oblicuo, incompleto. Los esporos son triletes de exina gruesa, lisa a finamente granulada. Actualmente hay sólo dos géneros *(Matonia y Phanerosorus)* que habitan en Indonesia y Malaya. En el pasado geológico, la antigüedad de la familia se remonta al Triásico Superior, y alcanzó una gran distribución geográfica y diferenciación genérica en el Jurásico y Cretácico Inferior, épocas en que fue cosmopolita.

Phlebopteris Brongniart 1836 (=*Laccopteris* de *auct.*). Frondes de forma y división similares a *Matonia*, con pinnas anchas y pínnulas angostas y alargadas, de márgenes enteros, con una vena media y venación secundaria anastomosada. Soros redondos, dispuestos a ambos lados de la vena media, sin indusio, compuestos por 6-13 esporangios, con anillos oblicuos. Esporos triletes con exina gruesa, lisa a finamente esculturada. Rético-Cretácico Inferior de Eurasia, Africa y Australia. (Fig. 83).

Un género que parece ser muy afín es *Nathorstia*. Su ubicación previa en las Marattiaceae, ha sido rebatida en varias oportunidades y actualmente, pasa a integrar la presente familia. Algunos autores encuentran que podría ser incluso congenérico con *Phlebopteris*.

Nathorstia Heer. 1880. Frondes palmadas de pinnas alargadas. Pínnulas linear a linear-lanceoladas. Venación reticulada con una vena media y venas laterales perpendiculares, las que se dicotomizan en el margen. Venillas de tercer orden conectan las venas principales y secundarias, y se dicotomizan formando un reticulado fino. Soros redondeados y numerosos (hasta varias decenas en una pínnula), dispuestos en dos hileras a los lados de la vena media, en aréolas dejadas por las venas secundarias. Esporangios cuneiformes, de 8-24 por soro. Es un género típicamente Cretácico y cosmopolita. (Fig. 86).

Para Argentina se ha citado la especie *Nathorstia alata* Halle, para el Cretácico Inferior del Lago San Martín y Lago Cardiel, en Santa Cruz. Krasilov (1964) ha pasado esta especie a *N. pectinata* (Goeppert) Krasilov.

Selenocarpus Schenk 1867, es un género que difiere de *Phlebopteris* en que el soro es semicircular en vez de ser redondo. Es un género monotípico del Jurásico de Europa.

Matonidium Schenk 1871, difiere de *Phlebopteris* porque el receptáculo del soro se expande apicalmente para conformar un indusio. Es del Jurásico Medio al Cretácico Inferior de Eurasia, América del Norte y de India.

Suele admitirse que la serie *Phlebopteris-Matonidium-Matonia*, representa una línea de evolución progresiva del carácter receptáculo soral, con adquisición de un indusio.

Familia DIPTERIDACEAE Seward y Dale 1907.

Helechos con tallos rastreros que llevan frondes desde enteras a profundamente incisas. Ramificación de los ráquises principales dicótoma o dicótomo simpodial. Venación de último orden compleja, reticulada. Esporangios formando grupos ubicados en aréolas en el envés de las hojas con anillo oblicuamente vertical. Esporos triletes, generalmente de exina lisa.

Esta familia estaba incluida anteriormente dentro de las Polipodiáceas. Actualmente se han determinado algunos caracteres que son diferenciativos a nivel de familia: arquitectura foliar, esporangios con anillos oblicuamente verticales, completos, no interrumpidos por el pie, que está formado por 4 hileras de células; estomio no definido. Además de estos caracteres básicos de la familia Dipteridaceae, se suman otras características: los prótalos, número cromosómico, etc.

También la historia geológica indica que mientras las Dipteridaceae tuvieron su acmé en el Mesozoico, las Polipodiaceae comienzan a predominar recién en el Terciario.

Actualmente las Dipteridaceae están representadas por un único género, *Dipteris*, que habita en el SE de Asia.

Esta familia suele dividirse en dos subfamilias: *Camptopteridoideae* (división de la fronde y venación simpodial-dicotómca) y *Dipteridoideae* (división de la fronde y venación dicotómica). Algunos autores agregan otra subfamilia monotípica, *Goepperteloideae*.

Clathropteris Brongniart 1828. Frondes palmadas, con una incisión más pronunciada en el medio, casi hasta llegar al raquis. Pinnas linear-lanceoladas, lateralmente dentadas en forma espaciada. Venación simpodial-dicotómica. Las venas principales de las pinnas se emiten de manera simpodial a partir de las cortas dicotomías del raquis principal, torsionadas hacia afuera. La venación de las pinnas es pinnado-reticulada. Las venas laterales salen en ángulo cercano al recto. Venas de tercer y cuarto órdenes, forman una red de aréolas poligonales. Soros numerosos, dispuestos en el lado inferior de las frondes, dentro de las aréolas. Esporos triletes, de exina lisa o finamente esculturada. Triásico Superior-Jurásico (con reservas hasta el Cretácico Inferior). Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Clathropteris obovata* Oishi, Liásico, Neuquén.
2) *C.* cfr. *kurtzii* Frenguelli, Jurásico Medio de Chubut (?).
3) *C.* sp. para el Lias de Mendoza y Santa Cruz.

Dictyophyllum Lindley et Hutton 1834. Frondes con raquis primario dicotómico, con las dos ramas de la dicotomía envolventes. Cada rama de la dicotomía lleva en inserción espiralada pinnas que se dirigen hacia afuera en forma de abanico. Pinnas linear-lanceoladas, de márgenes lobulados. Venación de las pinnas pinnado-reticulada; la vena media es fuerte y las venas laterales penetran hasta el extremo de los lóbulos. Venas de tercer y cuarto órdenes forman una red con diminutas aréolas poligonales irregulares. Grupos de esporangios ubicados en el envés foliar dentro de las aréolas. Esporos triletes con exina lisa o finamente espinosa. Posiblemente existía un perisporio regularmente espinoso. Triásico Superior a Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Lám. X. fig. 1; fig. 89).

Especies argentinas:

1) *Dictyophyllum apertum* Frenguelli, Liásico, Neuquén.
2) *D. atuelense* Herbst. Lias, Mendoza.
3) *D. castellanosii* Stipanicic y Menéndez, Triásico, San Juan.
4) *D. rothi* Frenguelli, Lias de Neuquén y Mendoza.
5) *D. spectabile* Nathorst, Triásico, Neuquén.
6) *D. tenuifolium* Stipanicic y Menéndez. Triásico de San Juan y Neuquén.
7) *D.* sp. Jurásico Medio de la Península antártica.

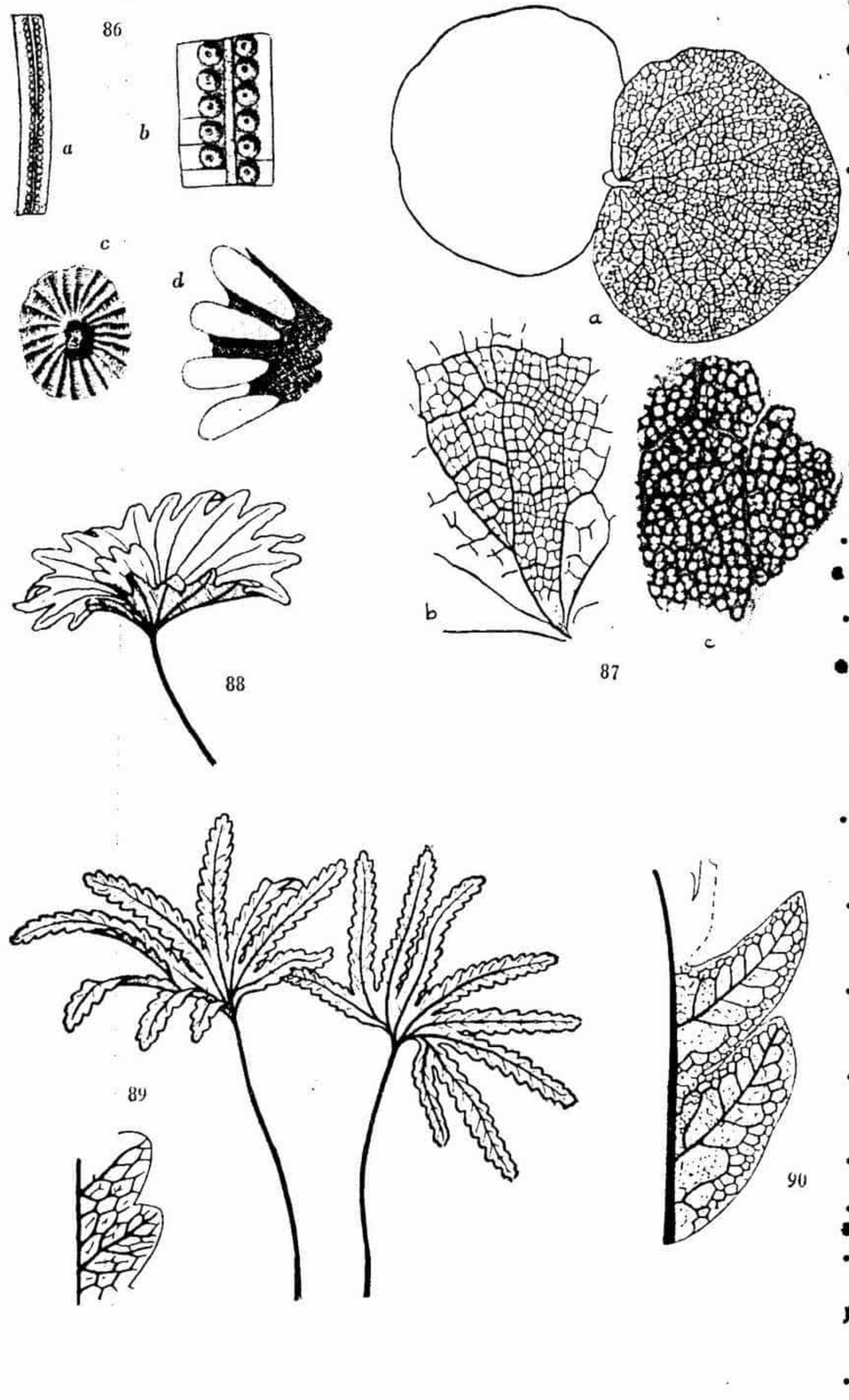
El género *Thaumatopteris* Goeppert 1841, difiere de *Dictyophyllum* por los dos brazos cortos de la dicotomía del raquis principal, por los segmentos angostos y lobulados de las pinnas, unidos en la base por una continuidad laminar y por los esporangios más pequeños. Existen dudas en cuanto a la validez de este género, que presenta asimismo dificultades nomenclaturales, por cuanto la especie tipo con que fuese fundado, ha sido pasada al género *Dictyophyllum*.

Especies argentinas:

1) *Thaumatopteris barrealensis* Stipanicic y Menéndez, Triásico, San Juan.
2) *T. chihuiensis* Menéndez, Triásico, Mendoza.
3) *T. dunkeri* (Nathorst) Oishi y Yamasita, Triásico, S. Juan.
4) *T. rocablanquensis* Herbst, Liásico, Santa Cruz.
5) *T. eximia* Frenguelli, Liásico, Neuquén.
6) *T. pusilla* (Nathorst) Oishi y Yamasita, Triásico, San Juan.
7) *T. tenuiserrata* Menéndez, Triásico, Mendoza.
8) *T.* sp., Liásico de Chubut y Dogger de Chubut y Neuquén (Subsuelo).

LEYENDA DE LAS FIGURAS 86-90

Figs. 86-90. — 86, *Nathorstia angustifolia* Heer. Cretácico, Hemisferio Norte. *a-b*: porciones de pinna fértil (*a*, algo reducido); *c-d*: *N. latifolia* Nathorst, detalle de soros (× 9 × 30, respectivamente). (De Seward, 1919); 87, *Hausmannia papilio* Feruglio, Cretácico, Argentina. *a*: × 0.5; *b*: × 1; *c*: × 2 (porción de limbo fértil). (De Herbst, 1960); 88, *Hausmannia faltisiana* Stipanicic y Menéndez. Triásico. Argentina. Reconstrucción (× 0.5). (De Stipanicic y Menéndez, 1949); 89, *Dictiophyllum castellanosi* Stipanicic et Menéndez. Triásico, Argentina. Reconstrucción de dos frondes (ca. 0.5 aumentos) y detalle de la venación (ca. 2 aumentos). (De Stipanicic y Menéndez, 1949).; 90. *Goeppertella macroloba* Herbst. Jurásico, Argentina Detalle de dos segmentos mostrando venación (ca. tamaño natural). (De Herbst, 1964).



Camptopteris Nathorst 1878. Frondes con raquis principal dividido dicotómicamente en dos ramas desiguales dirigidas hacia arriba; en cada rama se disponen espiraladamente pinnas lineares de márgenes fuertemente dentados o enteros. Venación pinnado-reticulada. Venas principales fuertes y laterales emitidas con ángulo agudo. Venas de tercer orden forman aréolas poligonales irregulares. Esporangios casi esféricos con anillo ancho incompleto, ubicados en las aréolas en la parte inferior de la hoja. Triásico Superior a Liásico de Eurasia.

Hausmannia Dunker 1846. Frondes pecioladas, reniformes, suborbiculares o en abanico, de márgenes enteros o incisos. Venas de primer orden salen del pecíolo (raquis principal) y se dicotomizan dos o más veces hacia los márgenes. Venas de segundo orden salen casi normalmente y se anastomosan entre sí formando aréolas rectangulares o poligonales. Dentro de estas aréolas, las venas de tercer orden forman una red de aréolas menores rectangulares a poligonales. Los esporangios se agrupan en el envés foliar dentro de las aréolas de último orden que tienen venillas libres. Esporangios redondeados con anillo incompleto. Esporos triletes con exina delicada, lisa a finamente fosulada. Triásico Superior, Cretácico Superior, Cosmopolita. (Figuras 87, 88).

Especies argentinas:

1) *Hausmannia de-ferrariisii* Feruglio, Jurásico, Santa Cruz.
2) *H. dentata* Oishi, Triásico, San Juan.
3) *H. faltisiana* Stipanicic y Menéndez, Triásico, San Juan.
4) *H. papilio* Feruglio, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
5) *H. patagonica* Feruglio, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Goeppertella Oishi y Yamasita 1936. En este género, los autores japoneses han incluido especies antes asignadas al género *Woodwardites*, y que se caracterizan por ser Dipteridáceas con frondes bipinnadas que llevan pinnas y pínnulas en pares alternos; además, presentan aréolas de tres tipos diferentes que se desarrollan a partir de la vena media hacia los márgenes. El género parece caracterizar al Rético-Liásico. (Fig. 90).

Especies argentinas:

1) *G. frenguellii* (Caz.) Stipanicic y Menéndez, Jurásico, Chubut.
2) *G. macroloba* Herbst, Liásico, Chubut.

Familia POLYPODIACEAE R. Brown 1810 (sensu Copeland, exclusive las *Dipteridaceae*).

Estos helechos son frecuentemente epifitos, a veces terrestres, con tallos rastreros o trepadores, cubiertos por escamas. Las frondes son homo o heteromórficas, de forma y tamaño muy variados. La venación es pinnado-reticulada o libre. Los soros están ubicados en los extremos o sobre las venas laterales, a veces en toda la superficie inferior de la hoja. Falta el indusio. Los esporangios reducidos tienen pedúnculos largos y delgados, con un anillo vertical incompleto. Los esporos son en general monoletes, a veces triletes. Actualmente viven más de 60 géneros en regiones tropicales y templadas y son cosmopolitas.

Al estado fósil, las Polypodiaceae comenzaron a integrar las tafofloras a partir del Cretácico Superior, y fueron desde entonces creciendo en importancia hasta la actualidad. Existen sin embargo evidencias de que la antigüedad del grupo pueda remontarse quizás al Triásico, con el hallazgo de una especie fósil de *Polypodites* (que se asemeja al género viviente *Polypodium*), registrado en Kazajstán (URSS).

Subclase **Marsileidae**

Orden MARSILEALES

Tiene una sola familia, las Marsileaceae R. Brown 1810. Son helechos acuáticos, heterosporados, con soros con macro y microsporangios ubicados dentro de estructuras especiales que se llaman esporocarpios. Sus tallos son rastreros y emiten dos series de hojas con limbos desde aciculares hasta bien desarrollados. Actualmente se conocen pocos géneros (3) que se distribuyen en regiones tropicales y templadas. La antigüedad del grupo se remonta al Cretácico.

Subclase **Salviniidae**

Orden SALVINIALES

Constituyen un grupo de helechos acuáticos, heterosporados, con soros con macro o microsporangios. Se conocen dos familias: Salviniaceae Dumertier 1829, con el género *Salvinia* Adanson, que se remonta

al Terciario Inferior (con ciertas reservas al Jurásico) y Azollaceae Christ. 1938, con el género *Azolla* Lamark 1783, que se conoce desde el Cretácico.

CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LOS HELECHOS

Los helechos son importantes desde un punto de vista paleontológico como indicadores de clima: señalan humedad, temperatura, sombra y a veces, ambientes acuáticos. Actualmente, son organismos que ocupan lugares muy extremos en cuanto a temperatura y altitud se refiere. Las Filicópsidas más antiguas son las Primofilices, y al mismo tiempo, ellas son las que presentan caracteres morfológicos primitivos, especialmente por ausencia de frondes laminares; sin embargo, en cuanto a estructura interna son bastante complejas, y como ya hemos visto, es difícil aceptar que este heterogéneo grupo haya dado origen a los helechos superiores. De las Primofilices, el tipo más primitivo sería *Stauropteris*, representado por plantas áfilas, con esporangios terminales sobre telomas fértiles vascularizados (carácter de primitivez) pero ya con una organización interna más avanzada que la de una protostela tipo *Rhynia*. En otras palabras, por una parte se mantienen caracteres psilofitoides mientras que por otra, ciertos caracteres han evolucionado. Hasta qué punto las Primofilices están vinculadas a las Psilofitales no se sabe. El registro geológico indica la coexistencia de ambos grupos en el Devónico, por lo cual es difícil suponer que uno haya derivado del otro. Probablemente, no sería aventurado pensar que ambos grupos tuvieron un antecesor común.

En los primeros helechos típicos (eusporangiados) tenemos la presencia de verdaderas frondes. Por fronde entendemos un órgano ramificado que es emitido por un tallo. Las frondes más primitivas no presentan expansiones laminares y las más desarrolladas presentan un amplio limbo foliar (mayor capacidad de fotosíntesis). A diferencia de las demás Pteridofitas, la foliarización (adquisición de limbos) se produjo en las extremidades de los telomas estériles a partir de un tipo áfilo como *Stauropteris* por ejemplo; éste, por una invasión basípeta de parénquima, conformó una verdadera pínnula, en la cual están representados los primitivos telomas por las venas (haces conductores). Las pinnas de limbo entero, pueden considerarse como producto de fusión de las pínnulas por sus márgenes laterales.

La invasión basípeta del limbo foliar tiene importancia en la evolución de las estelas de los tallos de los helechos. Recordamos que de protostelas sólidas, primitivas, y pasando por un estado sifonostélico, se producen lagunas parenquimáticas (intersticios foliares y perforaciones) que van fragmentándola en distinto grado hasta llegar a una dictiostela. Es sugestivo que en las plantas áfilas por una parte, o en aquellas que tenían hojas de desarrollo laminar reducido, las estructuras internas de los tallos, presentan estelas poco fragmentadas, y éstas no tienen orificios.

Los esporangios de los helechos más primitivos eran del tipo *Rhynia* y tenían un sistema conductor (teloma) con un haz vascular que remataba en el esporangio cuspidal. A diferencia de otras Pteridofitas, los esporangios de los helechos se presentan a menudo en el envés de las láminas pinnulares. Hay estadíos morfológicos intermedios entre una pínnula estéril y una fértil, como por ejemplo en *Osmunda* y *Trichomanes;* tenemos acá verdaderas pínnulas estériles y a su lado pínnulas modificadas que llevan esporangios. O sea, aquí los telomas fértiles y estériles originales pueden desarrollarse por dos caminos distintos: los estériles, por foliarización, producen un limbo pinnular, y los fértiles, concentrándose y modificándose, producen una estructura telómica fértil reducida: un soro.

Otro interesante caso es el de *Botrychium* (actual) que tiene en el mismo tallo pinnas estériles por una parte y pinnas fértiles por otra. Las pínnulas fértiles son modificaciones totales de las estériles. En los helechos, los esporangios están generalmente conectados al sistema de venación pinnular o sea que existe una reminiscencia telómica, con el esporangio vinculado a un sistema de conducción; los telomas se foliarizan y por otra parte retienen los esporangios. La heterosporía en los helechos es un factor pobremente desarrollado (a excepción de los acuáticos, Marsileales y Salviniales). Los helechos son en su amplia mayoría isosporados, incluso los más primitivos. Por otra parte, los helechos tampoco alcanzaron una etapa tan avanzada como *Lepidocarpon* en las Licópsidas, con un esporangio protegido por una envoltura prácticamente tegumentaria.

En cuanto a los elementos de conducción xilemática, en los helechos cabe destacar el desarrollo de vasos (en las Pteridáceas p. ej.). La presencia de vasos no se ha registrado en las Pteridofitas fósiles hasta ahora.

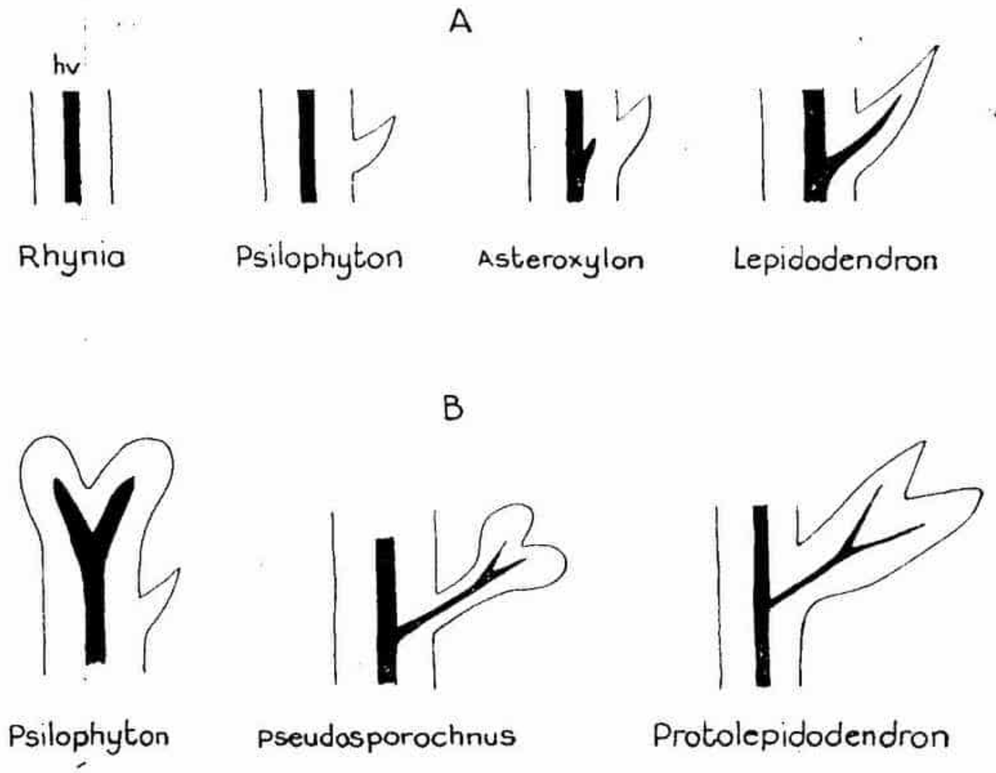
ORIGEN Y DESARROLLO DE ~~ALGU~~NOS ORGANOS EN LAS PTERIDOFITAS

El registro fósil permite ubicar en el tiempo pasado distintas formas vegetales. Comparando las plantas entre sí, a través del tiempo, podemos observar el desarrollo de algunos órganos característicos, como las hojas, ramas, troncos, etc. y con ello fijar una determinada antigüedad a su aparición o transformación. Cuando las plantas conquistan la tierra firme, y ello, según el registro que disponemos, acontece en el período Devónico (quizás en el Silúrico), comienzan a desarrollar distintos órganos, mediante los cuales se capacitan para una mejor subsistencia en las condiciones ambientales donde vivían, consiguiendo al mismo tiempo una descendencia más perfeccionada.

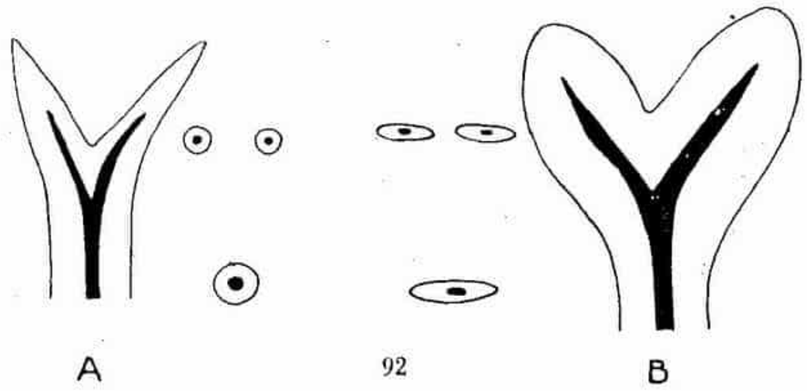
Como las primitivas plantas terrestres fueron las Pteridofitas, interesa analizar más no sea brevemente, cómo se han desarrollado o cómo han aparecido los principales órganos que componen esos vegetales y de qué manera fueron diversificándose. El registro paleontológico es por supuesto muy incompleto, pero algunos jalones permiten esbozar un cuadro general, el cual es aún muy hipotético.

1. *Origen y desarrollo de la hoja* (Figs. 91, 92, 94). Consideremos una hoja simple, de limbo reducido y con una sola vena media (haz conductor). Este tipo de hoja suele hallarse, por ejemplo, en *Lepidophylloides* del Carbónico. En ciertas Psilofitales devónicas, conocemos los tallos completamente áfilos *(Rhynia)*. En otras, conocemos excrescencias espiniformes no vascularizadas *(Psilophyton)*. Finalmente, conocemos Psilofitales con hojas rudimentarias, escuamiformes, que tienen un complemento vascular incipiente, el cual sin embargo no alcanza a penetrar en el limbo foliar *(Asteroxylon)*, aunque ya se nota una separación del cordón vascular principal del tallo. Tentativamente, podemos pues reproducir una serie morfológica devónico-carbónica, esquematizada en la figura 94. Este tipo de hoja se suele denominar filloide.

Consideremos ahora otro tipo primitivo de hoja, que ya se conoce en vegetales devónicos y que se caracteriza por tener un limbo bifurcado, con una vena media simple que se dicotomiza una sola vez, emitiendo un haz por cada rama de la bifurcación foliar *(Protolepidodendron)*. Tenemos dos posibles explicaciones de la formación de tal tipo de hoja. En un primer caso, la excrescencia espinosa tipo *Psilo-*

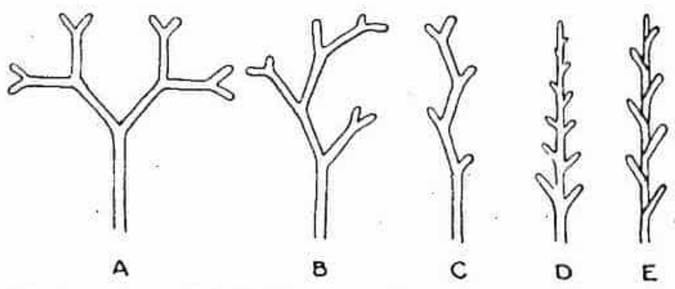


91



92

93



Figs. 91-93. — 91, A : origen del filloide ; (*hv* : haz vascular) ; B : origen de la hoja bifurcada : 92, Origen de una hoja telómica (proceso de foliarización) ; A : *Rhynia* B : *Protolepidodendron* ; 93, Sistemas de ramificación ; A : dicotomía isotómica ; B : dicotomía anisotómica ; C. dicopodio ; D : monopodio ; E. simpodio. Según Tajtadzhan.

phyton, se bifurca en el ápice, al mismo tiempo produciéndose la invasión del haz vascular que también se dicotomiza. La parte distal de tal órgano se foliariza (o sea que extiende el crecimiento de parénquima en un plano, conformando una estructura chata, dorsiventral), como en el género *Pseudosporochnus*, y finalmente, por una invasión basípeta (hacia la base) de parénquima, se genera una hoja del tipo *Protolepidodendron*.

La segunda interpretación supone la foliarización directa de una horqueta distal de un tallo primitivamente áfilo *(Rhynia)*. Esta sería una hoja de origen telómico.

En ambas interpretaciones, aceptamos intrínsecamente un proceso de modoficación morfológica que actúa a través del tiempo produciendo cambios de una estructura dada. Este proceso, la *foliarización*, implica el desarrollo de un nuevo órgano especial, achatado, más apto para la función fotosintética, que era efectuada por los tallos en las plantas áfilas.

A partir de los tipos primitivos de hojas, éstas mantienen casi siempre la misma forma aplanada o laminar (limbo, lámina), y todas las complejaciones de los haces conductores (repetidas dicotomías, anastomosis) acaecen en ese plano.

Un caso interesante lo ofrece la hoja de *Sigillaria* que morfológicamente es similar a la de *Lepidodendron* (alargada y uninervada). El haz vascular único, en sección transversal, posee dos polos leñosos que pueden ser interpretados como relictos de un doble haz original que se fusionó en uno solo. El proceso de fusión, se verifica frecuentemente en el desarrollo morfológico de distintos órganos.

En las Pteridofitas más avanzadas (helechos), tenemos hojas de gran tamaño, que pueden ser enteras o ramificadas de distinta manera (frondes). La superficie foliar es marcadamente mayor a la que se conoce en las demás pteridofitas. Siguiendo el mismo razonamiento sobre la foliarización de las ramificaciones distales áfilas y dicotómicas, con una invasión basípeta de parénquima, podemos reconstruir una serie morfológica compuesta por diferentes estadíos.

De un estadío enteramente caulinar se muestra la formación de pínnulas, las cuales se fusionan y originan pinnas de limbo entero, y por fusión de éstas (y reducción concomitante del sistema de venación), se obtienen frondes de limbos enteros, como por ejemplo en el género *Scolopendrium*.

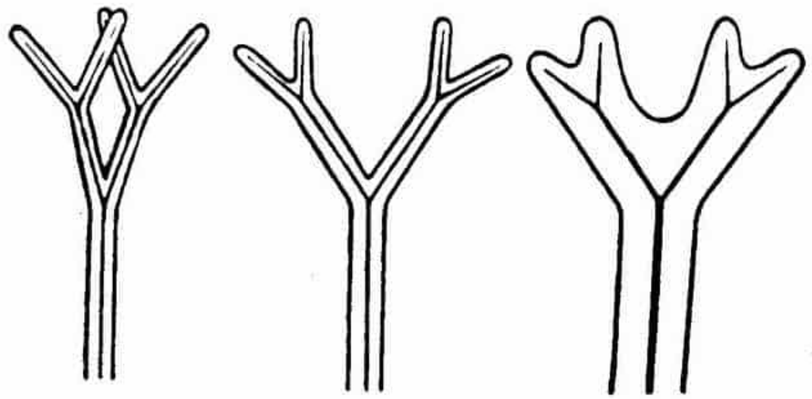
Esta serie morfológica está representada por numerosos estadíos y es fácil de comprender. Los procesos de formación de pinnas o frondes, pueden a veces observarse en un mismo individuo durante su desarrollo ontogenético.

La venación pinnular, según esta interpretación, es más primitiva en el estado de simple dicotomía. La adquisición de una vena media es por lo tanto un carácter más avanzado, que implica procesos previos de fusión y reducción.

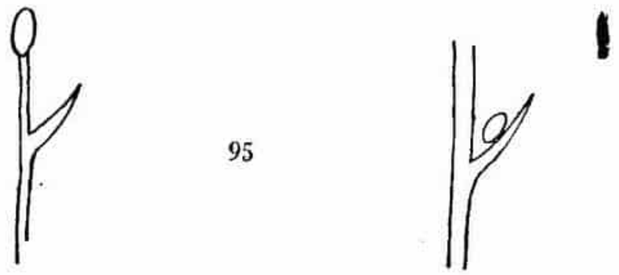
2. *Origen de la lígula*. La lígula, es un órgano laminar de reducidas dimensiones que suele encontrarse como acompañante de otros, y que cumple con determinadas funciones (protección, regulación de humedad). Existen dos hipótesis sobre su origen. Según la primera, la lígula es un simple propágulo (o una excrescencia) que se originó en un momento determinado por la necesidad de cumplir con una función especial. La segunda hipótesis, sostiene que la lígula es el producto de reducción de uno de los lóbulos originales de una hoja bífida, como la de *Protolepidodendron*. En esta última interpretación se hace referencia a otro proceso morfológico que es importante en el desarrollo de distintos órganos: la *reducción*.

3. *Origen del esporofilo* (Figs. 95, 96). Los esporofilos más primitivos consistían de un órgano laminar (filoide) que sustentaba un esporangio o un grupo de esporangios, los que a su vez podían conformar estructuras modificadas (esporangióforos por ejemplo). De allí que por definición, el esporofilo es un órgano doble. Ya en el Devónico, los órganos fértiles presentaban dos tipos fundamentales de disposición o ubicación sobre la planta esporofito. El tipo más primitivo es el que vemos en *Rhynia*, donde existía un solo esporangio terminal sobre una rama áfila. En *Zosterophyllum*, se evidencia la disposición de varios esporangios en el extremo de una rama áfila, en forma helicoidal. Otros géneros primitivos de pteridofitas presentan una disposición similar de sus esporangios, los que no tienen órganos de protección foliarizados.

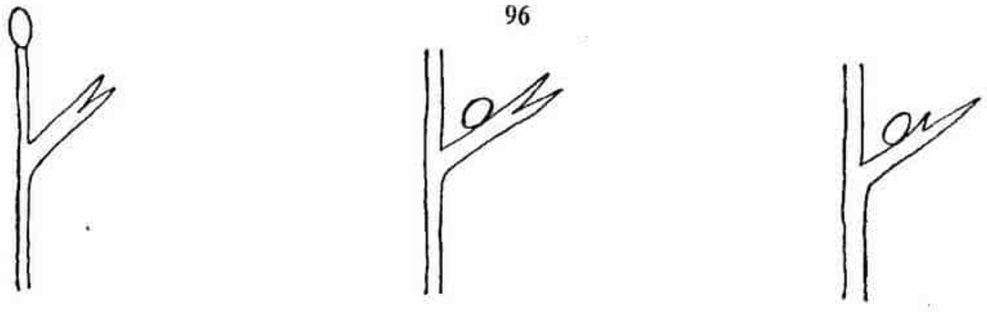
Por otra parte, también en el Devónico, aparece un nuevo tipo de estructura, en la cual el o los esporangios están acompañados por filoides y relacionados con éstos de distinta manera. Ya se evidencia en estos casos un desplazamiento de los esporangios, que de una posición terminal, se ubican lateralmente sobre el tallo y pueden tener un filoide inmediatamente por debajo, o pueden estar en la axila de esa hoja, o bien, pueden disponerse directamente sobre la misma. Este último caso conforma un nuevo tipo de estructura, que denomi-



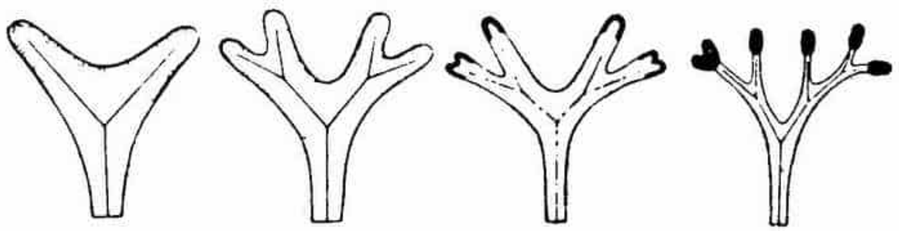
94



95



96



97

Figs. 94-97. — 94, Origen de una hoja telómica a partir de las ramificaciones distales de tipo *Rhynia* por procesos de planación y foliarización; 95, Origen del esporofilo eligulado por deslizamiento del esporangio apical sobre una hoja simple; 96, Origen del esporofilo ligulado por deslizamiento del esporangio apical sobre una hoja bífida, y reducción posterior de una de las bifurcaciones que da origen a la lígula; 97, Origen de los esporangios por concentración de células esporogénicas (de Tajtadzhan).

namos esporofilo, en el cual el esporangio se asienta no sobre el tallo sino sobre un apéndice del mismo. Los esporofilos más primitivos se conocen ya en *Baragwanathia*, planta del Devónico Inferior que cohabitó con algunas Psilofitales.

Los esporofilos más simples tienen nada más que un esporangio y un filoide que lo sustenta (como en las Lycopodiaceae actuales). Hay esporofilos que son ligulados; la lígula se halla desplazada hacia la parte distal de la hoja y el esporangio se ubica entre la lígula y la base de inserción foliar. Este tipo de esporofilo ligulado ha podido originarse por la implantación de un esporangio sobre una hoja originalmente bífida, que luego se modificó de la manera vista en *Protolepidodendron* (reducción de uno de los lóbulos de la dicotomía). (Figura 96).

Los esporofilos se agrupan alrededor de los tallos, ya sea de manera verticilada (Sfénopsidas), o bien helicoidal (Lycópsidas), y conforman entonces estructuras complejas que, cuando se compactan, dan origen a los estróbilos o conos.

En las Sfenópsidas, las estructuras portadoras de los esporangios, que no son laminares, se denominan esporangióforo. Estos tienen un rango similar a los filoides o brácteas de un esporofilo; reducidas pueden constituir un esporangio. Cuando un esporangióforo se asienta sobre un filoide o bráctea, ésta se convierte en esporofilo.

Al asentarse sobre una hoja, el esporangio puede quedar independiente, como órgano netamente diferenciado, o bien puede entrar en relación más íntima con la estructura de sostén. De esta manera, la fusión o comunión entre el esporangio y la hoja se acentúa, llegando en las Pteridofitas al extremo que conocemos en *Lepidocarpon*, donde la hoja envuelve el esporangio casi totalmente, conformando un homólogo de tegumento (la pared del esporangio, en tal caso, podría homologarse a un nucelo). Un rudimento de verdadero óvulo ha nacido ya en el Carbónico, dentro de este grupo vegetal. Sin embargo, con este género Paleozoico las Pteridofitas alcanzaron el mayor grado de protección de sus esporangios. Dicho intento evidentemente no prosperó y las causas pueden muy bien haber sido de origen geológico y climático; el avance morfológico del órgano estróbilo no concordó con un avance del aparato de sostén el cual, al producirse los cambios mentados, no se adaptó a una competencia con otros vegetales cuyos órganos pudieron sobrevivir por poseer mayor capacidad adaptativa.

4. *Desarrollo de las estructuras fértiles.* Hemos visto que el tipo más primitivo de esporangio es el terminal y simple. Estos esporangios se constituyeron como órganos especializados por concentración de células esporogénicas en las partes apicales de los tallos, adquiriendo en definitiva una forma independiente (fig. 97). También consideramos la formación del esporofilo y el agregado de los mismos en estructuras estrobilares hasta llegar a una marcada protección del esporangio. Tales fructificaciones se presentan en las Psilofitales, Lycópsidas y Sfenópsidas, como también en algunas Filicópsidas, especialmente las más primitivas (fig. 98). Pero en los helechos más avanzados, los esporangios no se unen a los filoides formando esporofilos de los tipos mencionados. En los helechos, los esporangios están casi siempre conectados al sistema de venación de las pínnulas, o sea de que existe una reminiscencia en cuanto a relación de esporangio y sistema de conducción. Esto se explica mediante el proceso de foliarización de ramificaciones dicotómicas fértiles, que desarrollan un limbo foliar reteniendo los esporangios. Existen evidencias fósiles de pínnulas que tienen sus esporangios dispuestos en los márgenes (*Boweria*, Carbónico). De tal posición, los esporangios han derivado hacia un lado del limbo pinnular (el inferior), manteniéndose siempre sobre las venas, y en ciertos casos, se han agrupado en estructuras sorales y sinangiales, las que quedaron expuestas o bien fueron a su vez protegidas por repliegues de los márgenes pinnulares o por excrescencias laminares secundarias (indusios).

Los esporangios más primitivos eran eusporangiados e isosporados. La heterosporía se desarrolló principalmente en algunos grupos de helechos y Licópsidas, siendo incidental en las Sfenópsidas fósiles. La condición eusporangiada, parece ser la más primitiva. Los esporangios libres, sin estructuras de protección, suelen ser eusporangiados. Por una parte, hemos visto cómo éstos se conectaron con las hojas formando estructuras estrobilares que se modificaron y perfeccionaron. Paralelamente, se operó otra modificación en el órgano esporangio, el cual quedó libre (o diferenciado como tal) pero que adelgazó su pared en gran parte de su superficie, manteniendo una estructura celular rígida en ciertos sectores (casquetes, anillos). Este tipo de esporangio leptosporangiado, mejoró el mecanismo de dispersión de los esporos.

5. *Desarrollo de los sistemas de conducción en los tallos* (Fig. 99). Aceptamos como tipo primitivo de estructura en un vástago el cor-

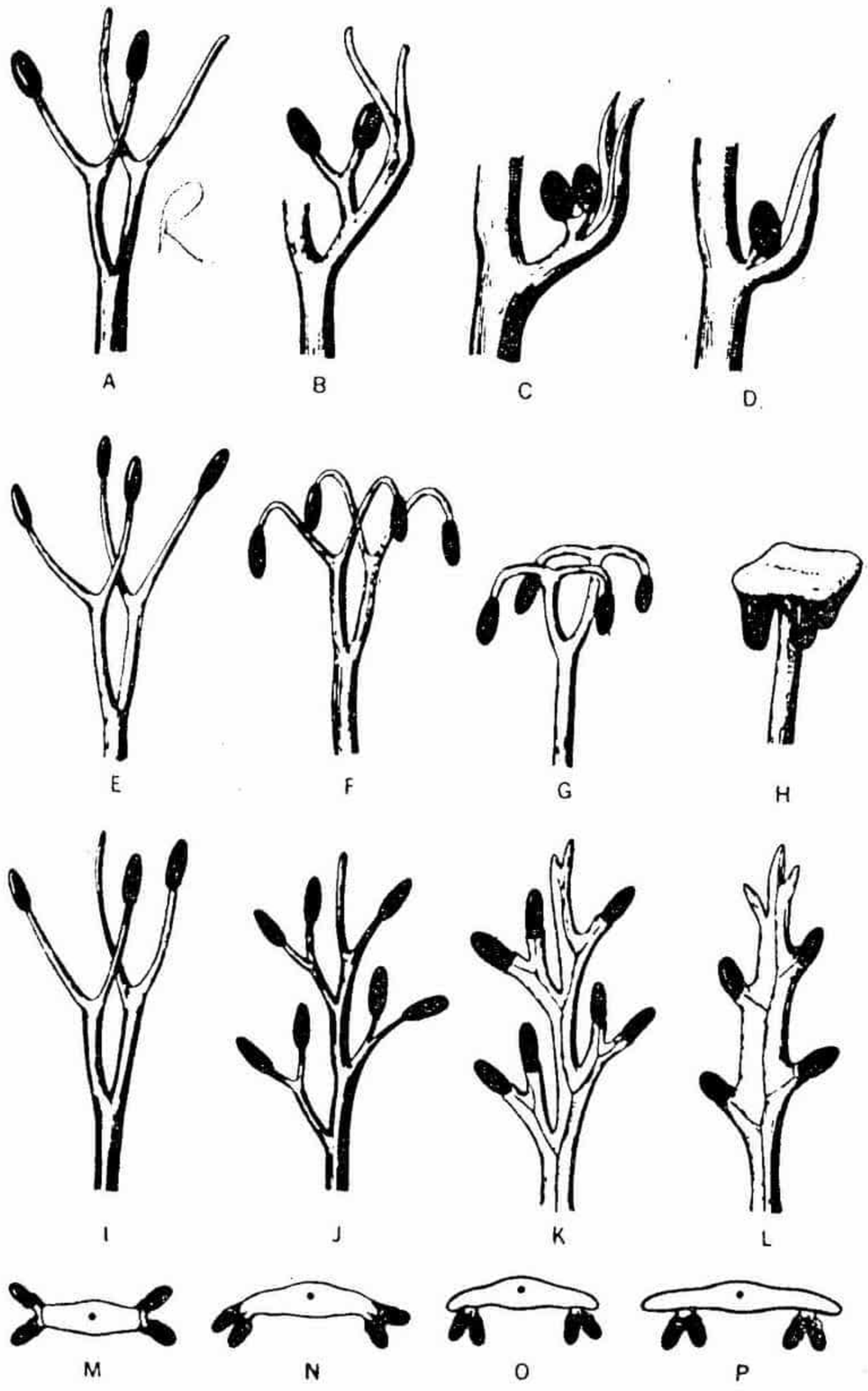


Fig. 98. — Desarrollo de los esporofilos en las Licópsidas (A-D), Sfenópsidas (E-H) y Filicópsidas (I-P)

a vascular central macizo, sin diferenciación neta entre los dife-
ntes elementos constituivos. *Rhynia* aporta un claro ejemplo. El
lema exclusivamente primario, aún no diferenciado en proto y meta-
lema, y el floema compuesto por células no muy especializadas, con-
rman el ideal de una estructura anatómica primitiva. Este tipo de
tela lo denominamos protostélico. En el desarrollo ontogenético de
uchos vegetales, aún superiores, los estadíos más juveniles de los
stagos, presentan una clara protostela que luego se va complicando
cia tipos de estelas diferentes. El principio heckeliano de que la
togenia es una recapitulación de la filogenia, tiene validez en cuanto
desarrollo y complejación de los diferentes tipos de estelas en el
mpo geológico, acaecida en distintos grupos vegetales.

Rhynia puede no ser el primer vegetal terrestre (el más antiguo),
ro su estructura anatómica es arquetípica de un vegetal primitivo.

La primera diferenciación de un sistema de conducción primario, es
aparición de dos tipos de xilema que denominamos protoxilema y
etaxilema; la diferencia de los mismos está dada simplemente por
mayor engrosamiento de las paredes de las traquéidas en el meta-
lema. De tal manera, en el cuerpo xilemático primario, tendremos
a serie de complejación traqueidal: engrosamientos anulares. heli-
idales-escalariformes.

Partiendo de una protostela o cilindro vascular macizo, de posición
ntral en el vástago, se producen diferentes cambios que alteraron
disposición de los tejidos conductores. La primera variante es la
rmación de una actinostela que en sección transversal está repre-
ntada por una figura en forma de estrella. Según se dispongan los
ementos protoxilemáticos tendremos el tipo *Asterochlaena*, con ban-
s alargadas que responden a la simetría de los radios de la estrella
lemática, o bien el tipo *Asteroxylon*, en el cual los elementos proto-
lemáticos se disponen cerca de los extremos de los radios (polos
ñosos mesarcos). Si se produce la fragmentación de la estela tipo
steroxylon, tendremos una estructura representada por el vástago
Cladoxylon, o sea una polistela con protoxilema mesarco en cada
rdón vascular. El desplazamiento de los grupos protoxilemáticos ha-
a los márgenes de los cordones vasculares se observa en algunos
neros fósiles y actuales (*Lycopodium*, etc.); este tipo de estela es
nominado plectostela por algunos autores.

Una protostela que posea escasos elementos xilemáticos en su cen-
o, mezclados con elementos esclerenquimáticos (p. ej. *Psilotum*),

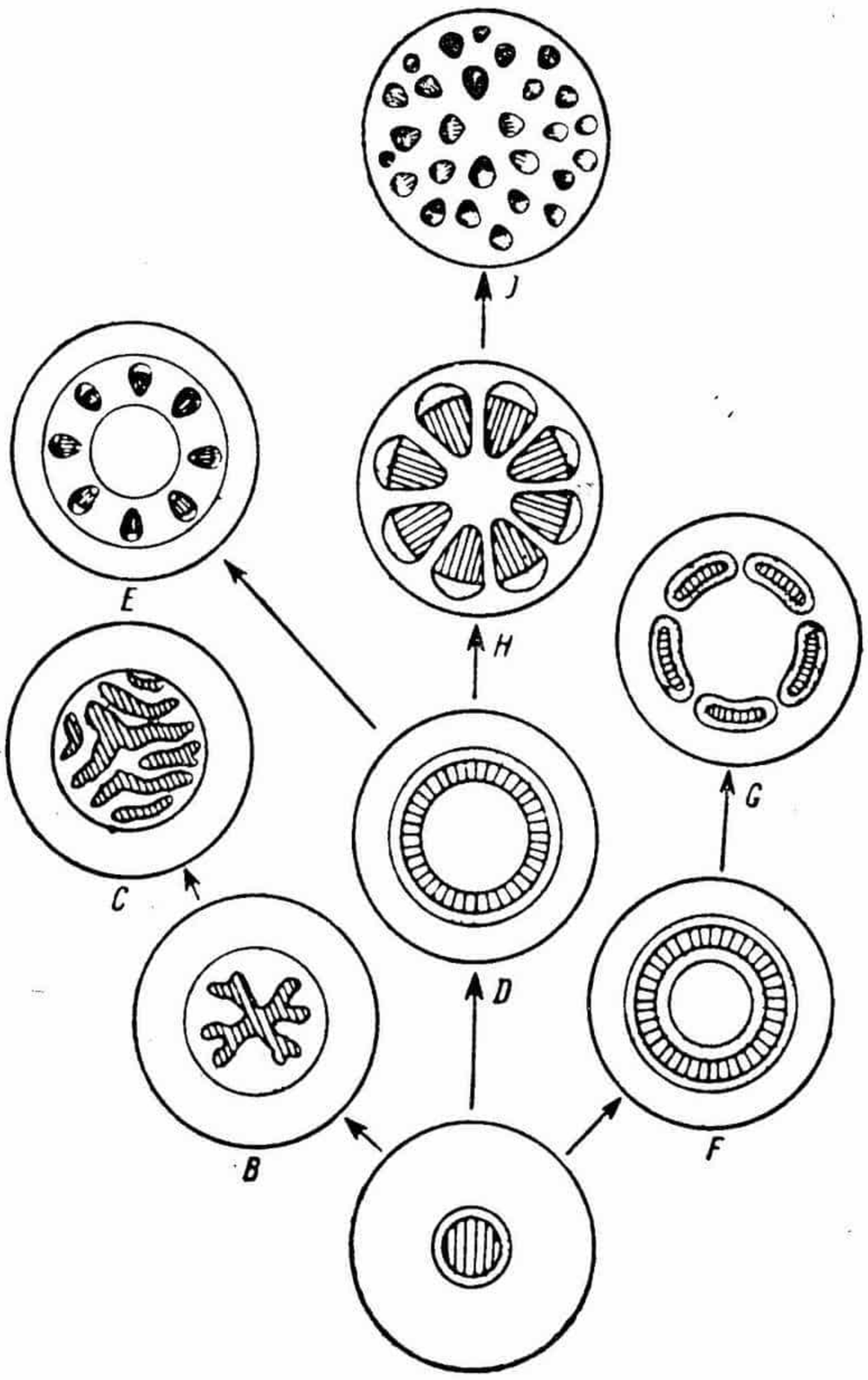


Fig. 99. — Evolución de los principales tipos de estelas. a partir de una protostela; B: actinostela; C: plectostela; D: sifonostela ectofloica; E: artrostela; F: sifonostela anfifloica; G: dictiosetla; H: eustela; I: ataetostela; rayado: xilema; punteado: floema. (Según Tajtadzhan).

puede fragmentarse radialmente en varios cordones con sus proto y metaxilemas diferenciados, aparentando una estrella en sección transversal, pero con lóbulos definidos e independientes. Este tipo de estela es frecuente en muchas raíces, o en algunos géneros fósiles como *Stauropteris*.

Otro camino de complejación de estela, a partir de un tipo *Rhynia*, es el que nos ofrecen por ejemplo las Osmundales. El género más antiguo, *Thamnopteris* (Pérmico), presenta una diferenciación central en la estela, que conforma una médula mixta con elementos parenquimáticos. En las Licópsidas arborescentes, también observamos esta formación, hasta que se produce una médula francamente parenquimática, y los elementos conductores se disponen en forma de anillo compacto. Tal tipo de vástago se denomina sifonostélico en sentido lato.

Concomitantemente con el desarrollo de los vástagos más primitivos, hemos visto que se producen adiciones de órganos foliares, los que en un principio fueron meras excrescencias laminares, pero luego comenzaron a nutrirse del sistema conductor central. La derivación de cordones vasculares subsidiarios de una masa xilemática central, en ciertos casos incidió sobre la misma, originando perforaciones. Retomando el caso de *Thamnopteris*, se ha observado que la emisión de un cordón vascular dirigido a la hoja (rastro foliar) va acompañada por una fragmentación del cilindro vascular, formándose huecos o lagunas rellenadas de parénquima, que al estar relacionados con las hojas, se denominan intersticios foliares. Esta formación de intersticios foliares es común a muchos helechos fósiles y vivientes, y la fragmentación extrema, conduce a la pérdida de la forma cilíndrica original de la estela, la que queda formada por una maraña de numerosos cordones vasculares anastomosados entre sí. Este tipo de estela con fragmentación de cilindro vascular sifonostélico se llama dictiostela, y cada cordón independiente se denomina meristela. La formación de intersticios parenquimáticos en la masa xilemática, ha sido observada en vegetales más antiguos, como en las Primifílices que contienen clepsidras, e incluso en algunos *Sphenophyllum*.

Si bien puede producirse una fragmentación notable de un cilindro vascular por la emisión de rastros foliares, el mismo puede mantener aún la forma cilíndrica coherente. En otros casos, la emisión foliar no produce rotura del cilindro vascular, y no se forman intersticios (*Lepidodendron* por ej.).

Resumiendo estas consideraciones, tenemos que los representantes

más antiguos de cada uno de los grupos que componen a las Pteridofitas, poseían tallos protostélicos, y estos tipos son comunes en el Devónico y Carbónico. Ya en el Paleozoico se produjeron sin embargo diferenciaciones estelares con la adquisición de una médula (sifonostela) en las Licópsidas, Sfenópsidas y Filicópsidas; más aún, se alcanzó la fragmentación de los cilindros vasculares, debida a la emisión de rastros foliares, en las Sfenópsidas y Filicópsidas. Todas estas complejaciones anatómicas permitieron a los vegetales desarrollar hojas más grandes, que en los helechos adquirieron sus mayores dimensiones concordantes con la máxima fragmentación del sistema conductor (dictiostela).

La estructura anatómica de los tallos suele contrastar notoriamente con la de las raíces. El origen de las raíces puede sin embargo esclarecerse con el conocimiento de los vegetales terrestres más antiguos (paleozoicos). Originalmente, los órganos subterráneos eran estrictamente similares a los aéreos (Psilofitales, Licópsidas). La diferenciación comienza a producirse con la aparición y desarrollo de un sistema aéreo foliar que modifica la estructura de los tallos, pero que no cambia mayormente la estructura de las raíces. Recordemos que ciertas raíces de plantas actuales mantienen aún el carácter primitivo de ramificación dicotómica.

6. *Desarrollo del sistema de ramificación* (fig. 93). El tipo de ramificación más primitivo es la dicotómica perfecta, en la cual ambos brazos tienen un desarrollo parejo (isotomía), como en *Rhynia* p. ej. Un desarrollo diferente de brazos conduce a una dicotomía desigual (anisotomía), la que en el caso extremo de contraste entre los dos brazos, conduce a la formación de un dicopodio. El proceso de un desarrollo mayor de uno de los brazos se denomina "sobre encumbramiento" ("Overtopping"). Cuando el eje principal zigzagueante se vuelve recto, y los brazos cortos de las dicotomías primitivas adquiren un crecimiento meristemático limitado, se llega a un típico monopodio. En el mismo las ramas laterales comienzan a desarrollarse inmediatamente debajo del ápice. El tipo de ramificación simpodial, característico de los vegetales angiospérmicos, es una variante del monopodio.

MORFOGENEROS PALEOZOICOS Y MESOZOICOS DE POSICION SISTEMATICA INCIERTA

Hemos visto que en sedimentos paleozoicos y mesozoicos suelen hallarse hojas y frondes estériles que no pueden asignarse con certeza a ninguna categoría taxonómica mayor (familia, orden). Para tales tipos de restos vegetales, que botánicamente no tienen mayor importancia, usamos nombres genéricos y específicos, los que se diagnostican de la mima manera que las demás plantas. Este tipo de género se denomina morfogénero o género-forma, y su uso es imprescindible para los fines estratigráficos. En el presente capítulo, hemos de incluir el estudio de morfogéneros de hojas y frondes que pueden pertenecer tanto a los helechos como a ciertas plantas gimnospermas, parecidas a los helechos (pteridospermas). Morfogéneros que pueden pertenecer a otros órdenes de gimnospermas, serán tratados en los capítulos correspondientes.

Consideramos los morfogéneros de frondes, que en parte pueden pertenecr a los helechos y en parte a pteridospermas.

Pecopteris Brongniart 1828. Frondes multipinnadas con pinnas largas, pinnatifidas, llevando pínnulas insertadas con su ancho máximo por la base, libres o algo confluentes, de márgenes laterales paralelos, enteros, a veces lobulados o dentados y de ápice redondeado. La vena media se destaca llegando casi hasta el ápice; las venas laterales se emiten con ángulo casi recto hasta agudo, y son simples o dicótomas. Carbónico y Pérmico. Cosmopolita. (Fig. 100 A).

Especies argentinas:

1) *Pecopteris cambuhyensis* Read, Pérmico de Chubut.
2) *P. pedrasica* Read, Pérmico de Chubut.
3) *P. unita* Brongniart, Pérmico de Santa Cruz.

Este tipo de fronde con pínnulas pecopterídeas, puede hallarse en helechos actuales, y también en helechos mesozoicos. Sin embargo, el nombre se lo restringe para representantes paleozoicos.

Sphenopteris Brongniart 1828. Frondes desde mono a pluripinnadas, con raquis de primer orden robusto. Pinnas insertadas

oblicuamente. Pínnulas subrómbicas, triangulares, deltoides o alargadas, de márgenes lobulados o profundamente incisos; las incisiones son siempre más pronunciadas en las pínnulas basales y se atenúan en las apicales. La base de las pínnulas suele ser constricta. Venación abierta, con una vena media más o menos conspicua; venas laterales simples o dicotómicas, penetrando en los lóbulos. Carbónico-Terciario. Cosmopolita. (Lám. X, fig. 2; Fig. 100 h).

Especies argentinas:

1) *Sphenopteris anderssonii* Halle, Jurásico, Península antártica.
2) *S. antarctica* Halle. Jurásico, Península antártica.
3) *S. fittoni* Seward, Jurásico de la Península antártica y Cretácico Inferior de Santa Cruz.
4) *S. leckenbyi* (Zigno), Jurásico, Península antártica.
5) *S. membranosa* Feistmantel, Triásico, Mendoza.
6) *S. nauckhoffiana* (Heer), Jurásico, Península antártica.
7) *S. nordenskjoldii* Halle, Jurásico, Península antártica.
8) *S. patagonica* Halle, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
9) *S. pecten* Halle, Jurásico, Península antártica.
10) *S. sanjuanina* Kurtz, Carbónico, Mendoza.
11) *S. sanjulianensis* Feruglio, Jurásico, Santa Cruz.
12) *S.* sp., Pérmico, Santa Cruz, Chubut.

Este morfogénero, es posiblemente uno de los más importantes en cuanto a número de especies. Pínnulas sfenopterídeas se conocen tanto en helechos como en Gimnospermas (Pteridospermas y quizás Cicadales). Ciertas especies, se han hallado con una fuerte cutícula, hecho que permite separar dichas formas de las pteridofitas. Para tales especies, cuando los caracteres diagnósticos de la epidermis son suficientemente importantes, suele dárseles nombres genéricos independientes. De tal manera, el nombre *Sphenopteris* se recomienda usarlo sólo en casos de impresiones.

Cladophlebis Brongniart 1849. Frondes multipinnadas. Pinnas en general alargadas. Pínnulas insertas con todo su ancho en la base donde a veces se ensanchan sobre el raquis (pocas veces se angostan en la base), libres entre sí o unidas en la base, lineales, falcadas, angostadas hacia el ápice agudo o redondeado, de márgenes enteros, lobulados o dentados. Una vena media

conspicua llega cerca del ápice donde se resuelve dicotómicamente. Venas laterales una o más veces dicotomizadas. Pérmico-Cretácico Superior. Cosmopolita. (Lám. IX, fig. 5; Fig. 100 g).

Especies argentinas:

1) *Cladophlebis antarctica* Nathorst, Triásico de Mendoza, Jurásico de Chubut, Mendoza y Península antártica.
2) *C. australis* (Morris) Seward, Jurásico de Santa Cruz y Neuquén.
3) *C.* cf. *browniana* (Dunker) Seward. Jurásico y Cretácico Inferior de Santa Cruz.
4) *C. copiosa* Frenguelli. Triásico de Mendoza.
5) *C. denticulata* (Brongniart) Fontaine, Triásico de Mendoza, Jurásico de la Península antártica, Neuquén y Chubut.
6) *C. indica* (Oldham y Morris) Feistmantel, Triásico de Neuquén, Jurásico de Santa Cruz.
7) *C. integra* (Oishi y Takahasi) Frenguelli, Triásico de Mendoza.
8) *C. kurtzii* Frenguelli, Triásico de Mendoza y San Juan.
9) *C. mendozaensis* (Geinitz) Frenguelli, Triásico de Mendoza y San Juan.
10) *C mesozoica* Kurtz, Triásico de Mendoza, La Rioja y San Juan; Liásico de Mendoza.
11) *C. oblonga* Halle, Triásico de Mendoza, Jurásico de Neuquén, Península antártica, Santa Cruz y Mendoza (?).
12) *C. patagonica* Freng. Jurásico y Cretácico Inferior de Santa Cruz.
13) *C. pintadensis* Herbst, Liásico de Neuquén,
14) *C. tripinnata* Archangelsky, Cretácico Inferior de Santa Cruz.

Este tipo de fronde suele asignarse a las Osmundáceas, pero existe n otras familias de Filices también. Asimismo, ciertas gimnospermas enen pínnulas cladofleboides. La mayor difusión de *Cladophlebis* se a producido notoriamente en el Jurásico y Cretácico Inferior en todo mundo.

Scleropteris Saporta 1872. Frondes 1 o más veces pinnadas. Pinnas largas, terminando en ápice agudo. Pínnulas lanceoladas a elípticas, insertadas al raquis de la pinna con ángulo agudo, con el lado catadrómico a veces decurrente. Márgenes en-

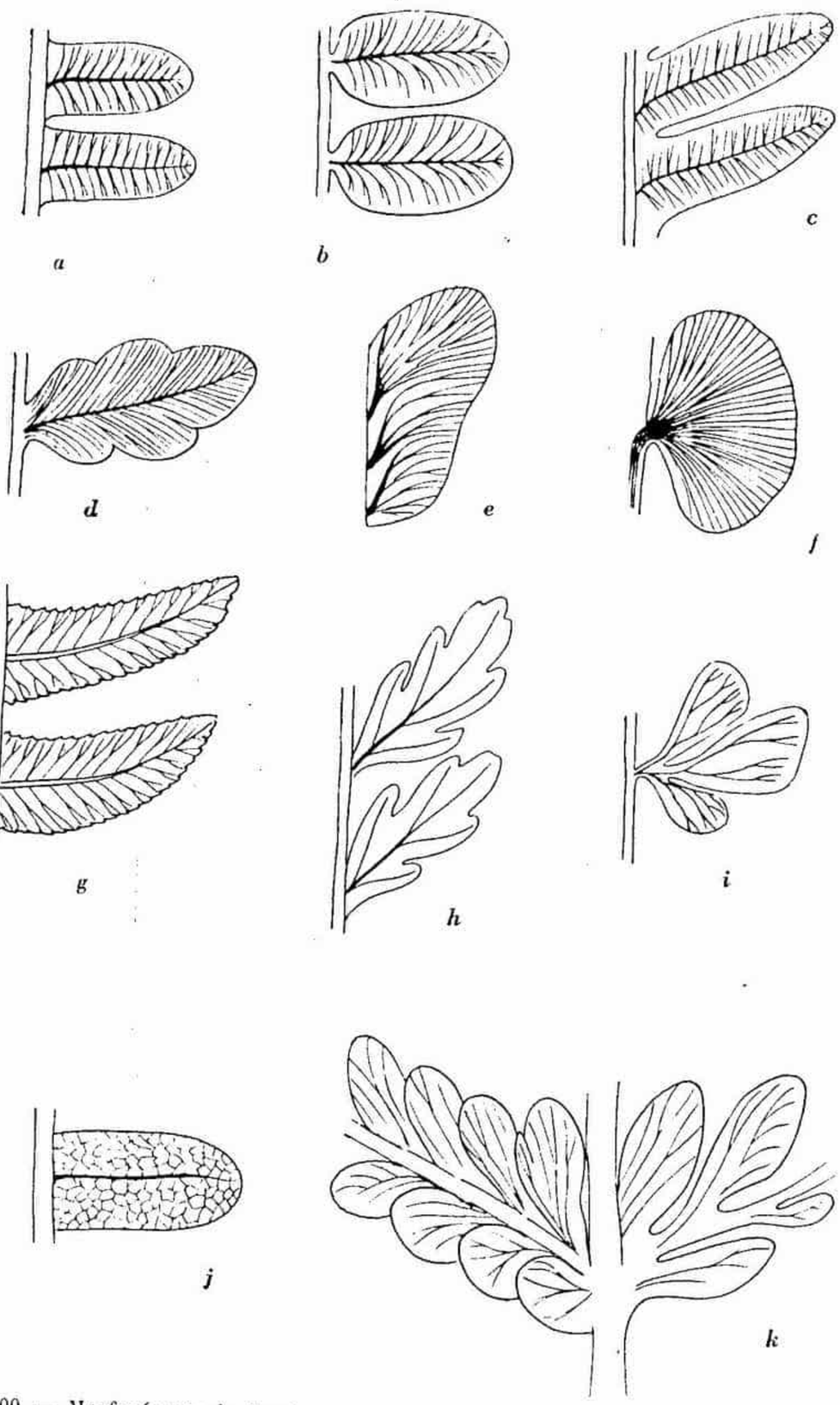


Fig. 100. — Morfogéneros de frondes, mostrando sus tipos pinnulares. *a* : *Pecopteris* ; *b* : *Neuropteris* ; *c* : *Alethopteris* ; *d* : *Gondwanidium* : *e* : *Odontopteris* ; *f* : *Rhacopteris* ; *g* : *Cladophlebis* ; *h* : *Sphenopteris* ; *i* : *Adiantites* ; *j* : *Weichselia* ; *k* : *Scleropteris*.

teros o suavemente incisos. Venación (generalmente no visible) dicotómica, radiándose desde la base. Jurásico a Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 100 k)

Especies argentinas:

1) *Scleropteris crassa* Halle, Jurásico de la Península antártica (cf. *Pachypteris*).
2) *S. furcata* Halle, Jurásico de la Península antártica y Chubut.
3) *S. vincei* Herbst, Liásico de Chubut.

Esta fronde de pínnulas muy características presenta un aspecto generalmente coriáceo, y la venación no suele ser bien nítida, porque el mesófilo ha debido ser grueso. Cuando se han hallado las cutículas, se ha confirmado la pertenencia de estas frondes a las Gimnospermas, y en tales casos reciben diferentes nombres. Por lo tanto restringimos este nombre a las improntas.

Frondes pequeñas con pínnulas de este tipo, pero con raquis principal bifurcado, han sido descriptas con un nuevo nombre, *Archangelskya* Herbst, para el Jurásico de Mendoza y Península antártica.

Rhacopteris Schimper 1869, emend. Kidston 1923. Frondes pinnadas, lineares, angostándose hacia la base y contraídas a un punto en el ápice. Raquis recto, raramente flexuoso. Pínnulas alternadas, cercanas, tocándose o superponiéndose, a veces distantes, flabeliformes, semiflabeliformes o romboidales, enteras, crenuladas o divididas en segmentos lineares y angostos, insertadas con ángulo recto o levemente oblicuo al raquis. Venación abierta en abanico, dicotómica. Carbónico-Pérmico Inferior. Cosmopolita. (Lám. I, fig. 1; fig. 100 f).

Especies argentinas:

1) *Rhacopteris orata* (McCoy) Walkom, Carbónico de San Juan, La Rioja y Mendoza.
2) *R. septentrionalis* Feistmantel, Carbónico de Mendoza.
3) *R. chubutiana* Archangelsky y Arrondo, Pérmico de Chubut.
4) *R.* sp., Carbónico de Neuquén.

Este género es exclusivo del Paleozoico, y casi todas sus especies son carbónicas; pocas pasan al Pérmico Inferior. Una especie parece estar

fértil y consiste en un panículo dicótomo terminal que lleva esporangios exannulados. Ha sido referida con duda a los helechos. Sin embargo, generalmente se halla estéril. Frondes similares, pero bipinnadas, descritas como *Archaeopteris*, características del Devónico, han sido halladas fértiles y en conexión orgánica a troncos. Se refieren actualmente a una nueva clase, las Progimnospermopsida.

Adiantites (Goeppert) Kidston, 1923. Frondes 3-4 veces pinnadas. Pinnas alternas, anchamente lanceoladas a oblongas. Pínnulas alternas, obovadas, cuneiformes, redondeadas a truncadas en el ápice y constrictas en la base a un pecíolo corto o largo. Pínnulas distales sésiles; venas radiadas desde la base en abanico, del mismo calibre, dicótomas. Devónico-Carbónico. Cosmopolita. (Fig. 100 i).

Especies argentinas:

1) *Adiantites* (?) *devonica* Frenguelli, Devónico de San Juan.
2) *A. peruvianus* (Berry) Read, Carbónico de San Juan y Mendoza.
3) *A.* (?) *robustus* Walkom, Carbónico de San Juan.

Ya hemos visto que este morfogénero es usado sólo para impresiones paleozoicas. Frondes similares a los *Adiantum* actuales, halladas en el Mesozoico, se refieren al género *Adiantopteris*.

Gondwanidium Gothan 1927. Frondes pinnadas, lineares. Raquis ancho, llevando pínnulas semicirculares o anchamente lineares (hasta más de 6 cm) con un margen entero o lobulado. Pínnulas adheridas por la porción media de la lámina en su base, que es auriculada. Vena media falta o se insinúa sólo en la porción más proximal. Venas secundarias dicotomizándose repetidas veces. Gondwana. Carbónico-Pérmico. (Fig. 100 d).

En Argentina, se ha citado la especie *G. validum* (Fst.) para el Pérmico Inferior de San Luis, y para el Carbónico de San Juan y Mendoza (como *Gondwanidium plantianum* (Carr.) Gerth, que es sinónimo de *Neuropteridium validum*).

Eremopteris Schimper 1869. Frondes bipinnadas (dicótomas). Pinnas llevando pínnulas obovado-elongadas a elongado-cuneadas, las inferiores laciniadas y las superiores enteras. Venación dicotomizada sin vena media prominente. Carbónico-Pérmico. Cosmopolita. (Lám. X, fig. 4).

Especies argentinas:

1) *Eremopteris golondrinensis* Archangelsky, Pérmico de Santa Cruz.
2) *E.* cf. *sanjuanina* (Kurtz) Frenguelli, Carbónico de San Juan.
3) *E. whitei* Berry, Carbónico de San Juan y Mendoza.

Alethopteris Sternberg 1825. Frondes robustas, 3-4 veces pinnadas. Pinnas lineales a oval-lanceoladas. Pínnulas con las bases ensanchadas, de márgenes involutos, enteros a crenulados, rectas o falcadas, lineares, lineal-lanceoladas o subtriangulares, de ápice redondeado o agudo. Vena media fuerte y venas laterales dicotomizadas. Venas laterales a veces saliendo directamente del raquis. Carbónico Medio - Pérmico. Hemisferio Norte. (Figura 100 c).

Cuando fértiles, estas frondes llevan semillas de los tipos *Trigonocarpus* o *Pachytesta*, y son, por lo tanto, Pteridospermas.

Odontopteris Brongniart 1828. Frondes 3-4 veces pinnadas, con el raquis principal dicotomizado. Pínnulas insertadas con el ancho máximo en su base, con una vena media sólo insinuada en la parte inferior. Venas secundarias salen de la vena media o bien directamente del raquis y se dicotomizan formando un abanico en la lámina. Pínnula basal del lado catadrómico de la pinna bi a plurilobada, dispuesta en el ángulo formado entre los ráquises de segmentos y pinnas. Raquis principal de la fronde llevando a veces pínnulas subcordadas con numerosas venas dicotomizadas (aflebias) que al estado disperso reciben el nombre genérico de *Cyclopteris*. Carbónico Medio - Pérmico. Hemisferio Norte. (Fig. 100 e).

La única especie fértil presenta cuerpos fructíferos ovalados y cupulados, insertados por un pedúnculo en la base de la vena media pinnular. Probablemente los representantes de este morfogénero pertenezcan también a las Pteridospermas.

Neuropteris Sternberg 1825. Frondes robustas, multipinnadas, con raquis principal dicótomo. Pínnulas sésiles, con base cordada, adheridas por un punto o un pequeño sector laminar al raquis, rectas o falcadas, de márgenes enteros, angostándose hacia un ápice redondeado, a veces agudo. Raquis principal llevando aflebias del tipo *Cyclopteris*. Vena media llegando hasta algo más de la mitad de la pínnula. Venas secundarias

varias veces dicotomizadas, densamente distribuidas. Devónico-Pérmico. Hemisferio Norte. (Fig. 100 b).

Se conocen en algunas especies los órganos de reproducción; los masculinos corresponden al género *Potoniea* y los femeninos a *Neurospermum* u otros géneros. Posiblemente, todas las especies de este morfogénero pertenezcan también a las Pteridospermas.

Linopteris Presl 1838. Frondes 2-3 veces pinnadas, similares a *Neuropteris* pero con venación reticulada. Vena media llegando hasta cerca del ápice; venas secundarias anastomosadas entre sí, formando aréolas grandes en las cercanías de la vena media, más reducidas hacia los márgenes. Carbónico Medio - Pérmico. Hemisferio Norte.

Las semillas correspondientes a este género se asignan al género *Hexagonocarpus* y son pteridospérmicas.

Lonchopteris Brongniart 1836. Similares a *Alethopteris* pero con venación reticulada. Carbónico del Hemisferio Norte.

Weichselia Steihler 1857. Frondes bipinnadas, en la base dicotómicamente divididas. Pínnulas linguiformes con ápice obtuso y márgenes involutos, insertadas al raquis con todo su ancho máximo. Pínnulas generalmente algo levantadas del plano del raquis, un par de las mismas formando un ángulo obtuso entre sí. Venación reticulada con una vena media visible. En los casos de pínnulas fértiles, se conocen soros ubicados a ambos lados de la vena media, siendo el limbo pinnular más reducido que en las estériles. Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 100 j).

Gigantopteris Schenk 1883. Hojas grandes, pinnadas, con raquis recto. Pinnas diferenciadas ovaladas a oval-lanceoladas, de márgenes enteros, ondulados o dentados. Vena media robusta y recta; venas secundarias rectas o arqueadas; venas de tercer orden finas, emitiendo venillas que se anastomosan entre sí. Pérmico-Triásico Inferior de Asia y Norteamérica. (Fig. 101 a).

Aneimites Dawson 1860. Tallos relativamente robustos, longitudinalmente estriados, llevando hojas grandes en inserción espiralada. Ráquises ramificados de manera dicopodial. Ráquises cortos, laterales, llevando pínnulas redondeadas, ovaladas, pecioladas, separadas entre sí, a veces agrupadas en los extremos de las ramificaciones. Pínnulas de márgenes enteros, a veces hendidas, de diferentes tamaños en el mismo raquis, con ve-

nación abierta en abanico, del tipo ciclopteroideo. Carbónico Inferior, Eurasia, América del Norte.

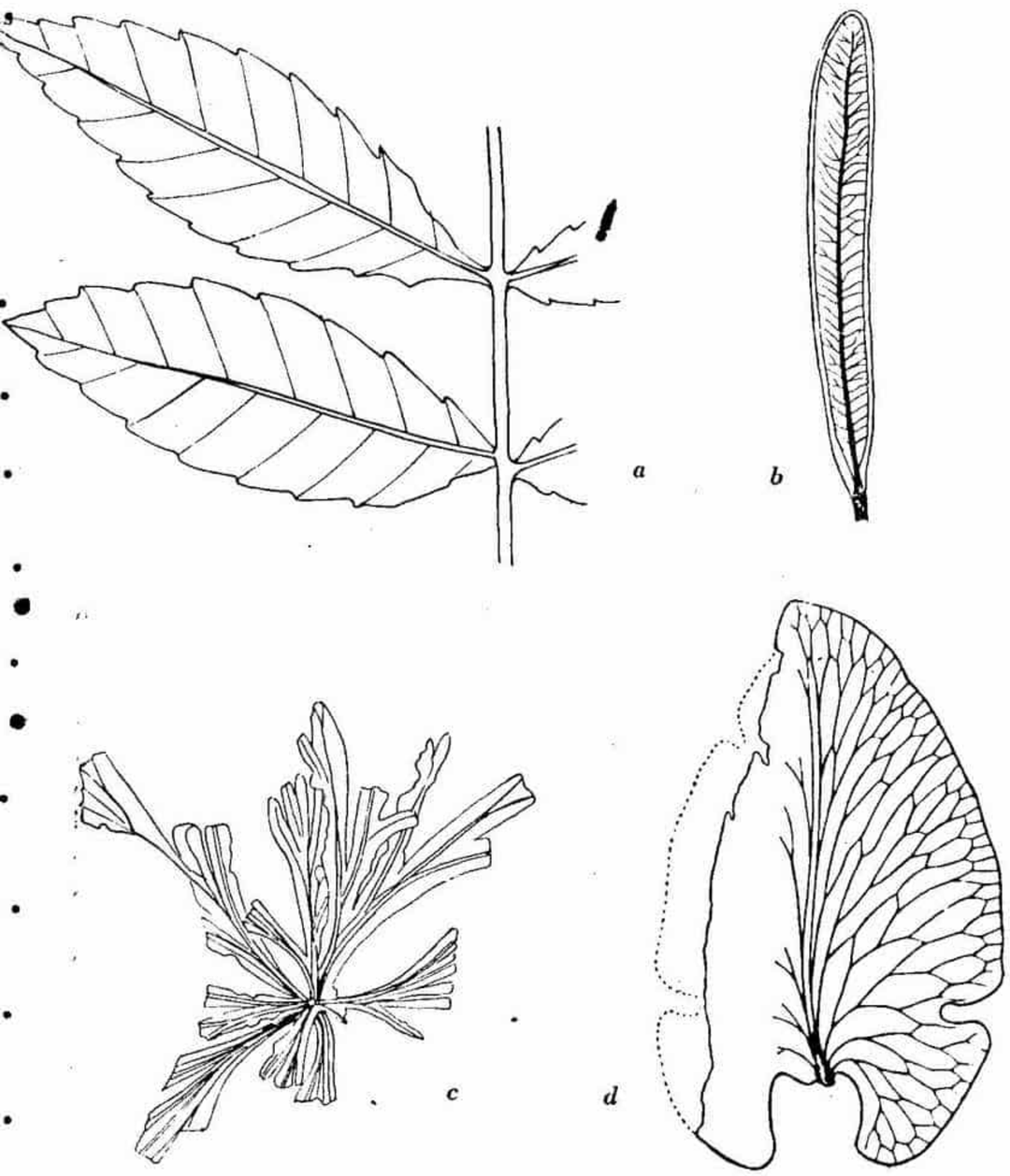


Fig. 101. — Morfogéneros de hojas. *a* : *Gigantopteris* ; *b* : *Yabeiella* ; *c* : *Barakaria* ; *d* : *Chiropteris*

Triphyllopteris Schimper. Frondes bipinnadas con raquis primario rígido. Pinnas oval-oblongas, llevando pínnulas coriáceas, tripartitas a subtrifoliadas, cortamente pecioladas a enteras (obovado-rómbicas a espatuladas), de márgenes sinuosos o sublobados. Venas todas iguales, simples y dicotómicas, divergentes de manera flabelada. Carbónico. Cosmopolita.

Se han citado tres especies para el Carbónico de Perú. Una de ellas, *T. collombiana* Schimper, puede ser idéntica a *Eremopteris* cf. *sanjuanina* (Kurtz) Frenguelli del Carbónico de San Juan (según Jongmans, 1954).

En las tafofloras nórdicas, existen, además, numerosos morfogéneros de frondes que no han sido hallados en nuestro hemisferio. Hemos definido aquí sólo los más importantes. Seguidamente, definiremos algunos morfogéneros que se caracterizan por tener hojas de limbos más grandes y que por su aspecto no se asemejan a las frondes multipinnadas de los helechos y las Pteridospermas. Algunos de estos morfogéneros (y asimismo algunos morfogéneros de frondes antes definidos), han sido hallados con una cutícula epidérmica gruesa, que por sus características anatómicas pueden ser francamente incluídos dentro de las Gimnospermas. En tales casos, es costumbre utilizar otros nombres morfogenéricos (que botánicamente representan un rango superior) y las mismas serán presentadas más adelante. Acá, definiremos sólo aquellos morfogéneros que se presentan como impresiones y se aplican exclusivamente con este tipo de fosilización.

Barakaria Seward y Shani 1920. Tallos con hojas dispuestas verticiladamente. Hojas de verticilos sucesivos continuos. Hojas angostas o anchas, una, a dos veces divididas de manera dicotómica, con los segmentos distales angostos y lineales, de ápice agudo. Vena principal robusta, ramificada según la división de las hojas. Finas estrías perpendiculares a las venas principales densamente dispuestas. Pérmico del Gondwana y Asia. (Fig. 101 c).

En Argentina se conoce la especie *B. dichotoma* (Feistmantel) Seward y Sahni, en el Pérmico de Chubut y La Rioja.

Chiropteris Kurr 1858. Hojas pecioladas simples, irregularmente incisas a dentadas. Venas numerosas radiadas en forma de abanico desde la base, todas del mismo calibre, dicotomizadas y anastomosadas formando retículos angostos y subrómbicos. Pérmico y Triásico. Cosmopolita. (Fig. 101 d).

Especies argentinas:

1) *Chiropteris barrealensis* Frenguelli, Triásico de San Juan.
2) *C. copiapensis* Steinmann y Solms, Triásico de Mendoza.
3) *C. harrisii* Archangelsky, Pérmico de Santa Cruz.

Yabeiella Oishi 1931. Hojas teniopterídeas con vena media robusta, en general con diminutas puntuaciones; venas laterales simples o bifurcadas, ocasionalmente conectadas por venillas anastomosantes. Venas laterales en los márgenes unidas por una vena colectora marginal. Triásico-Jurásico del Gondwana y Asia. (Lám. XII, fig. 3; fig. 101 b).

Especies argentinas:

1) *Yabeiella brackebushiana* (Kurtz) Oishi, Triásico de Mendoza.
2) *Y. mareyesiaca* (Geinitz) Oishi, Triásico de San Juan y Mendoza.
3) *Y. spatulata* Oishi, Triásico de Mendoza.
4) *Y. wielandii* Oishi, Triásico de Mendoza.

Linguifolium Arber 1913. Hojas simples, grandes, generalmente en forma de lengua, gradualmente contraídas en la base, de márgenes enteros. Vena media fuerte; venas laterales emitidas con ángulo agudo, arqueadas, frecuentemente dicotomizadas pero no anastomosadas. Triásico de Gondwana.

Especies argentinas:

1) *Linguifolium arctum* Menéndez, Triásico de Mendoza.
2) *L. diemenense* Walkom, Triásico de Mendoza.
3) *L. llantenense* Menéndez, Triásico de Mendoza.

Taeniopteris Brongniart 1828. Hojas simples, pecioladas, oval-alargadas, lineales o lanceoladas. Vena media prominente llegando hasta el ápice. Venas laterales simples o dicotomizadas, insertadas con ángulo recto o agudo. Carbónico Superior-Cretácico Inferior. Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Taeniopteris arctica* (?) Heer, Triásico de Mendoza.
2) *T. daintreei* McCoy, Triásico de Mendoza.
3) *T. densinervis* Menéndez, Triásico de Mendoza.
4) *T. plicatella* (Solms) Menéndez, Triásico de Mendoza.
5) *T. stenophylla* Krishtofovich, Triásico de Mendoza.
6) *T.* sp., Liásico de Mendoza, Cretácico de Santa Cruz.

NOCIONES SOBRE ANALISIS CUTICULAR

Nathorst, paleobotánico sueco, se refirió a comienzos del presente siglo a la importancia que para la sistemática ofrecían las cutículas epidérmicas foliares que solían hallarse intactas en los sedimentos mesozoicos. El avance de la microscopía por una parte, y la evolución de técnicas de laboratorio por otra, abrieron un nuevo panorama en cuanto a la interpretación de numerosos vegetales fósiles. Se logró adicionar al conocimiento de las plantas fósiles una serie de caracteres diagnósticos, algunos de relevante importancia por ser exclusivos de ciertos taxones mayores. Posteriormente, diversos autores hicieron progresos notables en este campo, destacándose entre ellos H. Hamshaw Thomas y T. Harris en Inglaterra y R. Florin en Suecia.

En principio se estableció que la cutícula epidérmica (elemento que cubre todas las partes aéreas de un vegetal y que permite la función de regulación e intercambio hídrico con el medio), impermeable al agua, era sumamente delgada en las Pteridofitas y que era muy difícil su preservación al estado fósil. Las Gimnospermas, en cambio, presentan una cutícula gruesa, que puede fosilizar fácilmente, ya sea en compresiones o como momificaciones. Ultimamente, se han hallado cutículas fósiles de Angiospermas, especialmente terciarias, que permitieron una mejor clasificación de las hojas. Este capítulo, recién en desarrollo, promete novedades importantes.

Para poder aplicar este tipo de análisis en las Gimnospermas fósiles hubo que hacer un estudio detallado de los caracteres epidérmicos de los representantes actuales del grupo. Este análisis, lo han hecho principalmente los paleobotánicos, y merece destacarse especialmente el estudio de R. Florín sobre las Coníferas y algunas Cicadales.

En la cutícula de una hoja, quedan en general grabados los detalles de las células epidérmicas (su forma, tamaño, textura), los tricomas (pelos, glándulas, papilas) y los estomas. Los orificios estomáticos constituyen verdaderas estructuras complejas que denominamos *aparato estomático*. Este aparato está compuesto de células *de cierre u oclusivas* (dos) que funcionan como compuertas reguladoras del intercambio hídrico. Por debajo de estas células de cierre se halla una cámara o cavidad *hipostomática*. Por encima puede haber una cámara *epistomática* de paredes cutinizadas, formadas por el o los ciclos de células anexas. En ciertos casos, cuando las células de cierre

afloran en la superficie, tal cámara no existe. Pero en general, en las Gimnospermas, su presencia es constante. La cámara epistomática conecta con el exterior mediante una boca u orificio que puede tener variadas formas y tamaños. Las *células anexas o subsidiarias* son aquellas que rodean a la cámara epistomática (o directamente a las células de cierre en la superficie) y pueden presentarse en varios ciclos, generalmente uno o dos (monocíclicas y dicíclicas). Estos ciclos pueden ser irregulares o imperfectos (imperfectamente dicíclico). Las células anexas pueden asimismo diferenciarse en polares y laterales. Su número es variable, desde dos hasta más de diez. Suelen estar diferenciadas de las células epidérmicas comunes en tamaño, forma y en la presencia de engrosamientos cuticulares de diferentes tipos, desde papilas y pelos hasta tubos cuticulares continuos; estas estructuras funcionan en muchos casos como elementos obturantes adicionales del estoma (no se descarta una función protectora asimismo).

Hay dos tipos básicos de estomas: los haplocélicos y los sindetocélicos. El primer tipo se origina por una división simple de la célula madre, formando las dos células de cierre. Las células anexas se especializan alrededor de las de cierre a partir de células epidérmicas comunes. El tipo sindetocélico, en cambio, se produce por una doble división de la célula madre. Como resultado de la primera división, surgen las células de cierre, y en una segunda división, sugen *dos células anexas*, que es la característica constante de este tipo de estoma. Las células epidérmicas circundantes no concurren a la estructura del aparato estomático.

La importancia de estos tipos de estomas está dada en un ejemplo clásico. Las Cycadales tienen un tipo haplocélico de estoma. Un orden extinguido de Gimnospermas, que en un principio fue atribuido a Cycadales por similitud morfológica de las hojas, posee en cambio estomas de un tipo sindetocélico (Bennettitales). Con este simple carácter, por lo tanto, y prescindiendo de las fructificaciones, podemos clasificar los restos de hojas en algunos de estos órdenes.

En nuestro país, el análisis cuticular ha sido aplicado al estudio de las plantas fósiles recién en el año 1957. Resulta un campo sumamente promisorio, por cuanto prácticamente en muchos yacimientos mesozoicos, las plantas fósiles presentan restos de cutículas, en ciertos casos excepcionalmente bien conservadas.

El análisis cuticular no sólo concierne a las hojas. Muchas estructuras fértiles presentan membranas cutinizadas. Los ráquises o pedúnculos de estas estructuras tienen a veces estomas en la cutícula. Con estos datos es posible relacionar frondes u hojas y estructuras fértiles, por similitud epidérmica. Los óvulos (o sus semillas) también presentan cutinizadas sus capas ya sean externas (cúpula y tegumento) como internas (nucelo y membrana del megasporo). La Paleocarpología ha recibido un importante impulso con el estudio de estos restos, por cuanto son más frecuentes en los sedimentos que las petrificaciones.

División NOEGGERATHYOPHYTA

Clase **NOEGGERATHIOPSIDA**

En esta clase, se incluyen tres órdenes, exclusivamente paleozoicos del Hemisferio Norte: Noeggerathiales, Discinitales y Tingiales (según Boureau 1964).

El orden Noeggerathiales agrupa a plantas con frondes monopinnadas que llevaban pínnulas ovaladas, de venación dicotómica *(Noeggerathia)* las que se insertaban oblicuamente sobre el raquis. Distalmente, llevaban estróbilos compuestos por dos hileras de esporofilos *(Noeggerathiostrobus)* que se imbricaban (fig. 102); los estóbilos eran heterosporados. Los otros órdenes están aún poco caracterizados. Los Tingiales, fueron casi exclusivamente asiáticas, mientras que las Discinitales fueron exclusivamente euroamericanas.

DIVISION GYMNOSPERMAE

Las plantas gimnospermas representan un estadío evolutivo más avanzado con respecto a las Pteridofitas, por la presencia de óvulos (megasporos protegidos por un tegumento) en los esporofitos. A esta diferencia fundamental, se agregan otras, como la reducción del gametofito y la fertilización del mismo sobre la planta madre. El sistema de conducción del esporofito es también más perfeccionado y permite un crecimiento de los vástagos hasta desarrollar formas arbóreas de talla gigantesca; pero, a diferencia de las pteridofitas arborescentes (*Lepidodendron*, etc.) no es el sistema cortical que les da el sostén, sino el leño secundario formado por traquéidas que se disponen compactamente en estructuras picnoxílicas. Estructuras leñosas, laxas, manoxílicos, también se conocen en las Gimnospermas (en la clase Cycadopsida por ejemplo). Las hojas pueden ser filiciformes en las Gimnospermas más primitivas (Pteridospermas) o bien pueden ser enteras, de tamaños a veces gigantescos (Cordaitales). Difieren fundamentalmente de las hojas de las Pteridofitas en la presencia de una gruesa cutícula epidérmica y por el desarrollo de aparatos estomáticos más avanzados, con un mayor número de células especializadas.

La presencia de óvulos trae aparejado el desarrollo de las estructuras portadoras de los mismos. Los órganos femeninos, presentan una variada gama morfológica, desde simplemente un óvulo desnudo, ubicado en el raquis de una pinna, hasta estructuras florales complejas y hermafroditas. La formación de estructuras tipo cono es notable en ciertos grupos. El aparato masculino, si bien varía, en muchos casos se presenta como directo descendiente de las pteridofitas, al retener un plan pinnado de segmentos fértiles y sacos polínicos que se asemejan a verdaderos esporangios. En las formas más avanzadas, las estructuras se disponen formando conos. Los microsporos o granos de polen, difieren marcadamente de los esporos de las Pteridofitas en la presencia de un surco en el polo distal, denominado colpo. Marcas triletes proximales se observaron en las Gimnospermas más primitivas (Pteridospermas). Otros grupos de Gimnopermas, desarrollan una o más vesículas aeríferas de posición ecuatorial, y difieren totalmente de los esporos pteridofíticos (y también de los granos de polen en las Angiospermas).

Hay diferentes sistemas de clasificación de las Gimnospermas, según sea aceptado un origen mono o polifilético de las mismas. En el presente texto aceptaremos la existencia de las clases: Progymnospermopsida, Cycadopsida, Coniferopsida, Taxopsida y Chlamidospermae. Las dos primeras tienen numerosos representantes fósiles, algunos reunidos en órdenes extinguidos (Pteridospermales, Caytoniales, Glossopteridales, Pentoxylales. Bennettitales y Cordaitales).

Las Gimnospermas aparecieron ya en el Devónico Superior y fueron constituyentes importantes en las asociaciones paleoflorísticas tanto paleozoicas como mesozoicas. En la actualidad, las Gimnospermas están representadas fundamentalmente por las Coníferas y las Clamidospermas, aunque han sido relegadas a un segundo plano por las Angiospermas durante la era Cenozoica.

Clase **PROGYMNOSPERMOPSIDA**

En los estratos devónicos y carbónicos del Hemisferio Norte se han descripto numerosos géneros basados, unos en hojas que llevaban estructuras fértiles, y otros en petrificaciones de troncos. Desde hace algunos años, comenzó a vislumbrarse la posibilidad de que algunos de estos géneros, si bien presentaban afinidades ya sea con Pteridofitas o con Gimnospermas, podrían representar un grupo intermedio, cuya relación con la Pteridospermas no estaba del todo clara. Recién en el año 1960, Charles Beck dio a conocer un importante hallazgo que le permitió definir una categoría taxonómica mayor, las Progimnospermópsidas. Este hallazgo, corresponde a una petrificación de un tronco piritizado que por sus características anatómicas fue referido al género *Callixylon* (ubicado a la sazón en la clase Coniferopsida). Estos troncos tenían una médula desarrollada, xilema primario mesarco y xilema secundario con puntuaciones areoladas en las paredes radiales de las traquéidas. O sea, un leño típico de una planta gimnosperma. Lo sorprendente del hallazgo radica en la conexión orgánica de frondes pinnadas, dispuestas espiraladamente sobre este tronco, que poseían pinnas dísticas, fértiles y estériles; éstas se conocían con el nombre genérico de *Archaeopteris* (figs. 103, 104) y eran consideradas como Filices muy primitivas. Las pínnulas son profundamente disectas o bien tienen limbos enteros (en este último caso, hay una notable similitud morfológica con el género *Rhacopteris*). Las pinnas fértiles llevaban esporangios pedunculados, alargados, sin anillo de dehiscencia, que

contenían esporos triletes lisos o escabrados. Algunas especies de *Archaeopteris* eran isisporadas, mientras que otras fueron heterosporadas. En el ejemplar mencionado, parecen haber sido isosporadas. Beck incluyó estos géneros en el orden *Pityales*, junto a las petrificaciones *Pitys* y *Archaeopitys*, a las que ubicó en su nueva clase Progymnospermosida.

Otro orden, las Protopityales, fue establecido por Walton (1957) para el género *Protopitys* de Goeppert. Walton halló ejemplares fértiles junto a petrificaciones de troncos con médula, leño primario dístico y alterno, al igual que las frondes; el leño secundario tenía traquéidas con puntuaciones areoladas en las paredes radiales; los esporofilos eran dísticos y alternos, ramificados dicotómicamente y pinnadamente, con esporangios terminales en las últimas divisiones, sin anillo evidente, llevando esporos triletes que en estado inicial estaban cubiertos de una membrana cutinizada (perina). Un tercer orden, las Aneurophytales, incluiría los géneros *Aneurophyton*, *Eospermatopteris* y *Tetraxylopteris*, aún poco caracterizados.

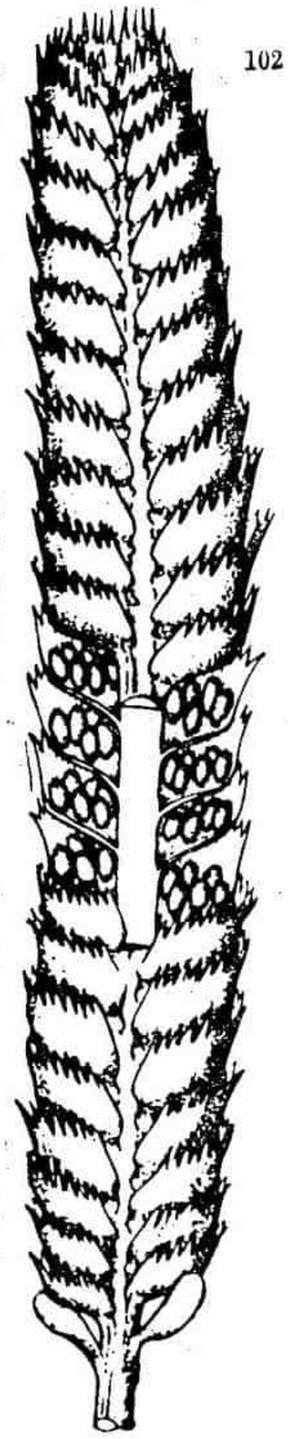
A estar con los datos hasta ahora obtenidos, el biocrón de esta clase sería Devónico y Carbónico. Se excluye una vinculación directa de la misma con las Pteridofitas. Según Beck, esta clase puede constituir un plexo ancestral del cual han derivado ciertas Gimnospermas (Pteridospermas y Cordaitales). Por otra parte, las Progimnospermopsidas han podido derivar de un grupo más primitivo, del tipo de las Psilofitales. El *status* de esta clase queda aún incierto, pues por una parte hay caracteres pteridofíticos (esporos) y por otro gimnospérmicos (troncos).

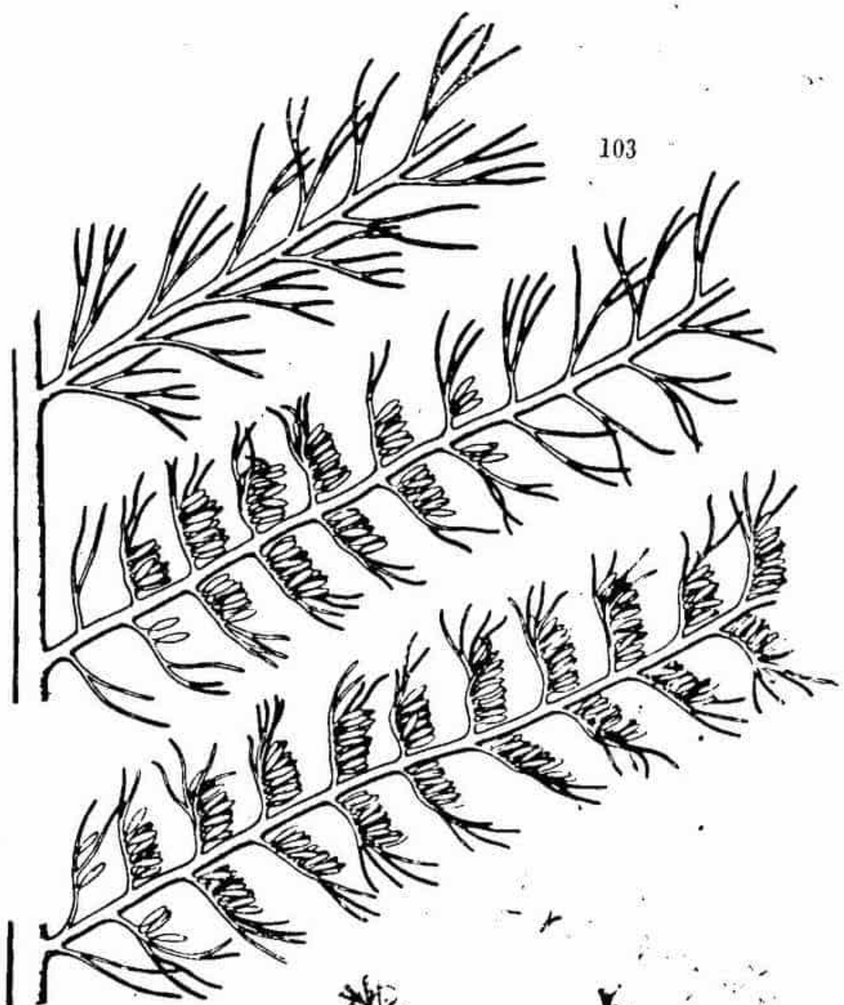
Clase **CYCADOPSIDA**

Los únicos representantes vivientes son las Cycadales, orden que ha declinado notoriamente en importancia a partir del Mesozoico más superior, y que en la actualidad incluye una docena de géneros que tienen en general limitada distribución geográfica.

LEYENDA DE LAS FIGURAS 102-104

Figs. 102-104. — 102, *Noeggerathiostrobus bohemicus* Feistmantel. Carbónico de Europa. Reconstrucción del estróbilo (según Halle, 1954) (ca. tamaño natural); 103, *Archaeopteris fissilis* Schmalh. Devónico, Hemisferio Norte. Porciones de fronde estéril y fértil, con esporangios. (De Andrews, Phillips y Radforth, 1965); 104, *Archaeopteris obtusa* Lesq. Devónico, América del Norte. Aspecto de la fronde bipinnada. Ca. × 1/4. (De Andrews, Phillips y Radforth, 1965).





En las Cycadópsidas se reúne un conjunto de vegetales que, por una parte presentan caracteres primitivos que los vinculan a las pteridofitas, como ser la presencia de órganos vegetativos foliares de tipo fronde (Pteridospermales), y por otra tienen órganos desarrollados que los acercan a las Coniferópsidas (estructuras estrobilares masculinas y femeninas en las Bennettitales y Cicadales). En algunas Cicadópsidas se desarrollan estructuras reproductivas hermafroditas, y los óvulos alcanzan a tener una protección tal que parecen reunir la condición de angiospermia de los vegetales más superiores.

Un carácter parece ser común a todas las Cicadópsidas y es la estructura anatómica con leños manoxílicos en los troncos. En efecto, la presencia de una amplia médula y de una corteza muy desarrollada, además de abundante parénquima en los aparatos conductores, conforman la estructura que Seward (1917) definió como manoxílica, la cual contrasta notablemente con la estructura picnoxilica, común a gran parte de las Coniferópsidas.

La amplitud de variación de caracteres morfológicos y anatómicos que encontramos en las Cicadópsidas, su antigüedad geológica (Carbónico) y la amplia distribución geográfica durante todas las épocas en que subsistió su acmé (hasta el Cretácico Inferior inclusive), parecen indicar que las Angiospermas han derivado a partir de ellas.

Estudiaremos los siguientes órdenes de Cicadópsidas:

1) Pteridospermales (—) ; 2) Caytoniales (+) ; 3) Cycadales: 4) Bennettitales (+) ; 5) Glossopteridales (+) ; 6) Pentoxylales (+).

Cinco de los seis órdenes están basados en material fósil exclusivamente. Las Glossopteridales parecen ser únicamente paleozoicas, mientras que las Caytoniales, Bennettitales y Pentoxylales son exclusivamente mesozoicas. Las Pteridospermales son tanto paleozoicas como mesozoicas y finalmente las Cycadales, que aparecieron en los albores de la era mesozoica (quizás en el Paleozoico alto), viven actualmente.

Muchos géneros de Cicadópsidas tienen distribución geográfica amplia, mientras que otros tienen una distribución geográfica restringida. Ciertos géneros tienen importancia estratigráfica, y son fácilmente caracterizables, aún por su morfología externa.

Orden PTERIDOSPERMALES

Vivieron en el Paleozoico y Mesozoico, hasta el Cretácico Inferior inclusive. Existe una tendencia general en separar el orden en dos grupos: Pteridospermas Paleozoicas y Pteridospermas Mesozoicas. Recientemente, se ha propuesto la segregación de un nuevo orden, en base a materiales gondwánicos, y en especial argentinos, que se reunían anteriormente en la familia Coristospermáceas. Este orden, Rhexoxylales, presenta caracteres más avanzados que sus antecesores paleozoicos.

Seguiremos en este texto con la clasificación tradicional, dado que si bien podemos definir varias familias por el conocimiento casi completo de todos los órganos, el número de géneros de posición aún no esclarecida es muy grande.

Las Pteridospermas (también llamadas Cycadofilicales) fueron plantas arbustivas o arborescentes. Los troncos llevaban hojas muy desarrolladas, dispuestas espaciadamente, que eran similares por su división a las frondes de los helechos (pinnadas). Este carácter hizo que las Pteridospermas pasaran prácticamente desapercibidas en cuanto a su verdadera significación sistemática por cerca de 100 años, hasta que Oliver y Scott, dos paleobotánicos ingleses, descubrieron frondes de un tipo *Sphenopteris* llevando semillas en conexión orgánica (de tipo gimnospérmico), en estratos neocarbónicos de Europa. Estos mismos autores propusieron el nombre de Pteridospermas para estas plantas, significando los dos aspectos más salientes: helechos con semillas.

Las frondes tienen pínnulas de diferentes tipos, algunas de las cuales ya fueron vistas en el capítulo de los morfogéneros. Ciertas Pteridospermas, presentaban una característica distinta en sus frondes, que consistía en la división dicotómica del raquis principal, y luego, la división pinnada de cada una de las dos ramas de la bifurcación original. Otra característica diferenciativa de las frondes de Pteridospermas es la presencia de una gruesa cutícula epidérmica que suele ser muy delicada en los helechos. La estructura anatómica de los troncos de Pteridospermas varía radicalmente en comparación con los helechos, dado que hay siempre crecimiento secundario en espesor del aparato conductor, lo que permitió el desarrollo de formas arborescentes grandes. Los elementos de conducción se especializaron aún más, y las traquéidas son francamente del tipo gimnospérmico, con puntuaciones areoladas, mientras que las células floemáticas presentan placas

cribosas desarrolladas. Agrupaciones de células especializadas, como los nidos escleróticos compuestos por células pétreas, son frecuentes en las Pteridospermas.

Las estructuras fértiles constituían verdaderos esporofilos; las masculinas eran microsporofilos y las femeninas, megasporofilos. Los microsporofilos podían estar ramificados de manera pinnada y presentaban sus microsporangios (sacos polínicos), ya sea agrupados en los extremos de las ramificaciones o bien formando estructuras sinangiales compactas. Los microsporos (granos de polen) podían pesentar visibles marcas triletes proximales, más o menos desarrolladas, y surcos distales (colpo). Podían tener una o más vesículas aeríferas ecuatoriales.

Los óvulos caracterizaban a este orden. En las Pteridospermas más primitivas eran simples y se disponían directamente en los márgenes de las pínnulas modificadas, en los ráquises de las pinnas o en los extremos de las mismas. Las estructuras más avanzadas presentaban una cubierta extra en forma de campana, llamada cúpula, de origen foliar, la cual podía encerrar uno a más óvulos sésiles o pedunculados. Las cúpulas podían presentar modificaciones, como en la familia Medullosaceae, formando una cubierta pluriestratificada (ciertos autores homologan dicha cubierta a un tegumento sin embargo), o en las Peltaspermáceas, constituyendo estructuras peltadas. No se conoce exactamente la disposición de las cúpulas sobre las frondes, pero presumiblemente estaban vinculadas a los ráquises de las mismas. En Pteridospermas más modernas, las cúpulas se disponían sobre megasporofilos pinnados, en los extremos de las ramificaciones (familia Corystospermaceae).

La estructura de los óvulos, conocida por numerosas petrificaciones, era compleja, y se han podido reconocer numerosos estadíos intermedios entre los tipos más extremos.

I. PTERIDOSPERMAS PALEOZOICAS

Familia LYGINOPTERIDACEAE Potonié 1902.

Son plantas arbustivas o arborescentes que vivieron durante el Período Carbónico. Se conocen sólo para el Hemisferio Norte. El género mejor conocido y más característico es:

Lyginopteris Potonié 1899. Plantas de estatura mediana (arbustivas) con tallos de un diámetro de unos 5 cm, llevando frondes en inserción espiralada con filotaxia de 2/5. Las partes aéreas de la planta presentaban numerosas glándulas. Los tallos jóvenes eran protostélicos y los maduros presentaban una médula con grupos de células esclerosadas, densamente distribuidas en el tejido parenquimático. La médula estaba rodeada por un anillo de haces primarios mesarcos (con metaxilema centrífugo y centrípeto). El protoxilema estaba constituido por traquéidas con engrosamientos espiralados, mientras que las traquéidas del metaxilema eran escalariformes y punteadas en todas las paredes. El leño secundario estaba compuesto por traquéidas con puntuaciones areoladas en las paredes radiales. Los rayos medulares más grandes tenían hasta 12 células de ancho y 4-5 células de altura. Hacia afuera, luego del xilema secundario se disponían el floema y el periciclo. La corteza estaba dividida en una zona interna o primaria, que era parenquimática sin ningún aditamento de células esclerósticas, y una zona externa, secundaria, caracterizada por células parenquimáticas y además bandas de fibras que se anastomosaban en sentido longitudinal del tallo. Finalmente, en el exterior de la corteza se asentaban pequeños pelos glandulares, del mismo tipo que los hallados sobre las hojas. Los rastros foliares nacían en el xilema primario y se bifurcaban en la corteza para fusionarse al penetrar en la base foliar, donde se disponían en forma de U (vistos transversalmente). Las raíces eran adventicias y se disponían entre las hojas; tenían leño secundario. Las hojas eran grandes, de hasta ½ metro de longitud, con el raquis principal dicotómicamente dividido, insertadas espiraladamente sobre los tallos. Las pínnulas eran de tipo sfenopterídeo. Los microsporofilos eran carnosos, pinnadamente divididos, con las últimas ramificaciones llevando en el lado inferior numerosos microsporangios (sacos polínicos) alargados, con dehiscencia longitudinal (*Crossotheca*). Los microsporos (granos de polen) tenían visibles marcas triletes en la cara proximal, y eran globosos. Los megasporofilos eran cupulados y uniovulados. El megasporo estaba sumergido en el nucelo, que tenía una protuberancia apical en forma de columela, rodeada por un proceso que dejaba entre el mismo y la columela una cámara polínica. El nucelo estaba vascularizado y fusionado con un tegumento, también vascularizado. El óvulo estaba encerrado por una cúpula lobulada y vascularizada, que externamente presentaba glándulas similares a las de los tallos y frondes. Carbónico de América del Norte y Eurasia. (Lám. XI, fig. 1; Figs. 105, 106).

Distintos órganos de esta planta se han descripto con nombres genéricos independientes. *Kaloxylon* para la raíz, *Sphenopteris* para las

hojas, *Rhachiopteris* para los ráquises, *Lagenostoma* para la cúpula (fig. 108), etc. La reconstrucción de la planta se ha efectuado mediante el hallazgo repetido de diferentes órganos en asociación, o, en otros casos, mediante la conexión orgánica de dos de dichos órganos.

Otros géneros se asignan a la misma familia, como por ejemplo las frondes *Sphenopteridium*, *Diplothmema* y *Mariopteris*, y las cúpulas *Physostoma*, *Tyliosperma*, etc. Ciertos morfogéneros como *Adiantites* y *Rhodea*, podrían tener vinculaciones con las *Lyginopteridáceas*.

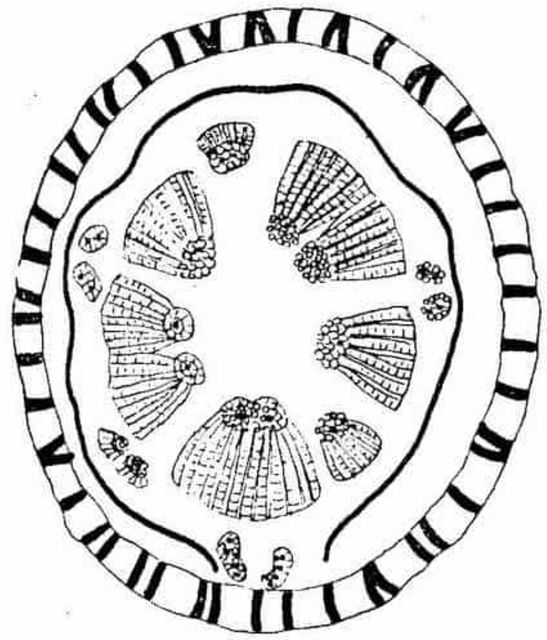
Familia MEDULLOSACEAE Sterzel 1896.

Eran plantas arbustivas o en forma de pequeños árboles, que poseían crecimiento secundario en espesor en una estructura polistélica. Se conocen las fructificaciones masculinas y femeninas, así como también las frondes. Los representantes de la familia vivieron exclusivamente en el Paleozoico (Carbónico-Pérmico) y se la conoce sólo en el Hemisferio Norte. Los troncos se ubican en el género:

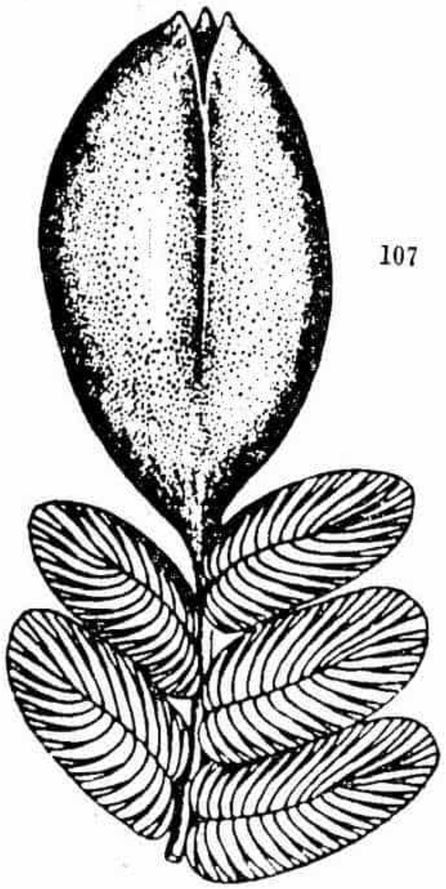
Medullosa Cotta 1832. Troncos de hasta ½ metro de diámetro, que llevaban insertadas las frondes con una filotaxia helicoidal de $^2/_5$. Frondes de tipo *Neuropteris* y *Alethopteris*. La estela presentaba, en sección transversal, desde 2 hasta 70 cordones vasculares que se ramificaban y anastomosaban en el sentido longitudinal del vástago. El centro de cada cordón estaba ocupado por xilema primario (exarco o mesarco) con varios grupos protoxilemáticos. Traquéidas del metaxilema y xilema secundario con punteaduras areoladas. El desarrollo del xilema secundario era muy irregular en algunas formas, centrípeto con respecto al centro del tallo. La estela estaba rodeada por un periderma interno y en las partes jóvenes de la planta, éste se hallaba rodeado por una corteza parenquimática formada por

LEYENDA DE LAS FIGURAS 105-108

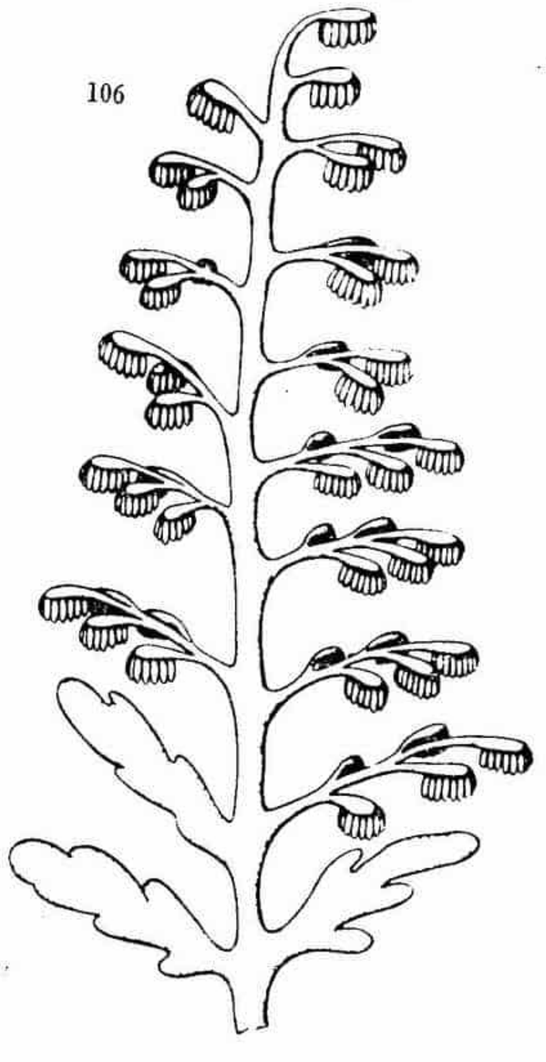
Figs. 105-108. — 105, *Lyginopteris oldhamia* (Binney) H. Potonié. Carbónico, Hemisferio Norte. Corte transversal de tallo mostrando el cilindro vascular fragmentado y la típica corteza externa. Ampliado unas 3 veces; 106, *Crossotheca* sp. Carbónico, Hemisferio Norte. Reconstrucción de microsporofilos. × 2 (De Andrews 1961); 107, *Neuropteris* llevando apicalmente una semilla de *Trigonocarpus*, Carbónico de USA. (De Stewart y Delevoryas, 1956); 108, *Lagenostoma lomaxii* (Will.) Oliver et Scott. Carbónico de Europa. Reconstrucción diagramática de una cúpula. × 8. A: cúpula con glándulas; B: parte superior de tegumento con una zona externa dura (negro) e interna más blanda (líneas cortadas); C: columna del nucelo; D: membrana del megasporo; *vb*: haz vascular; P: cámara polínica. (De Walton, 1958).



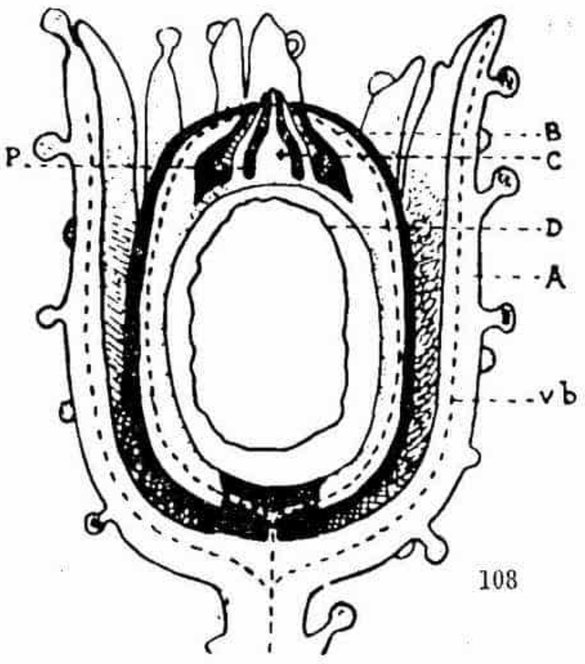
105



107



106



108

bases foliares decurrentes. La corteza externa presentaba canales secretores y numerosos rastros foliares, que en la parte externa, al entrar en los pecíolos, eran colaterales con xilema exarco. Las formas más avanzadas, pérmicas, presentaban dos zonas diferenciadas, la interna con cordones vasculares poco desarrollados, rodeada por una externa que formaba prácticamente una vaina cilíndrica con fuerte desarrollo de xilema secundario centrífugo. Numerosas raíces adventicias se disponían en los troncos entre las hojas. Europa y Norteamérica. Carbónico Medio - Pérmico. (Fig. 109).

Los pecíolos con la típica estructura muy similar a los tallos de las plantas monocotiledóneas, reciben el nombre genérico de *Myeloxylon*. Las frondes que se asignan a esta familia son *Neuropteris, Alethopteris, Callipteris, Odontopteris, Linopteris* y *Mixoneura*. Las estructuras femeninas que se refieren a esta familia (no han sido halladas aún en conexión orgánica) son del tipo *Trigonocarpus* (Fig. 107) y corresponden a semillas ya caídas de la planta madre. Son grandes, de hasta 5 cm de longitud; presentaban una cubierta externa en la cual se reconocen una sarcotesta carnosa, vascularizada, y una esclerotesta que en sección transversal podía tener apéndices en número variable. Internamente, esta cubierta presentaba una endotesta que es la que encerraba el nucelo. Este se proyectaba apicalmente en una especie de columela que encerraba una cámara polínica. Internamente se hallaba la membrana del megasporo. En la base del óvulo había un fuerte complejo vascular llamado disco vascular, el cual comunicaba con el haz conductor de la cálaza.

Ciertos autores homologan la cubierta externa de *Trigonocarpus* (sarco y esclerotesta) con una cúpula, mientras que otros prefieren homologarla con el tegumento de las Lyginopteridáceas. Las estructuras masculinas referidas a esta familia son más complejas que las del tipo *Crossotheca*. En *Potoniea* por ejemplo (fig. 110), eran microsinangios con una cavidad en forma de copa, en cuyo interior se disponían densamente hileras compactas de microsporangios. En otros tipos, los esporangios podían llegar a fusionarse y constituir sacos polínicos longitudinales, alargados, conformando estructuras variadas: cilíndricas, fusiformes, etc. Los microsporos (o los granos de polen) eran oval-circulares, de hasta 300 μ de diámetro. En la cara proximal, presentaban un surco triradiado en general poco desarrollado, a veces con uno de los tres brazos ausentes o muy reducidos. Distalmente, presentaban una zona delgada que era alargada, y dos zonas engrosadas,

subparalelas entre sí. Este tipo de polen contrasta con los esporos triletes de los helechos, aunque parece retener la marca triradiada original de la tetrada, poco marcada.

OVULOS PALEOZOICOS DE PTERIDOSPERMAS

En la misma forma en que se hallan numerosas frondes pertenecientes a diferentes morfogéneros, en los estratos paleozoicos del Hemisferio Norte se han hallado y se continúan encontrando petrificaciones y compresiones de óvulos, que suman ya varias decenas de géneros diferentes. Todos los ejemplares hasta ahora estudiados carecen de un embrión evidente, por lo cual no es correcto denominarlos semillas; mejor sería llamarlos provisoriamente óvulos. En nuestro contexto, los llamaremos óvulos, haciendo desde ya la salvedad sobre el problema existente.

Brongniart (1874) ya reconoció dos tipos básicos de óvulos paleozoicos: los que tienen simetría bilateral y los de simetría radial. Oliver (1903) les dio el nombre de Platyspermae y Radiospermae. Seward (1917) llamó a los primeros Cardiocarpales, y reconoció en los segundos dos órdenes: Lagenostomales y Trigonocarpales. Esta clasificación es enteramente artificial, pues se basa en los rasgos morfológicos de un solo órgano, sin tener en cuenta la afinidad botánica. Las Lagenostomales, según Seward, son los óvulos que tienen tegumento único, fusionado al nucelo, y sólo aquél está vascularizado. En las Trigonocarpales, el tegumento único está libre o separado del nucelo en parte de su extensión, y ambos están vascularizados. Además, muchas Lagenostomales poseen un segundo tegumento, cúpula, mientras que las Trigonocarpales están desprovistas de la misma. Las primeras corresponden a la familia Lyginopteridaceae y las segundas a la familia Medullosaceae. Pero nada se conoce de las plantas que llevaban óvulos del tipo de las Lagenostomales durante el Carbónico Inferior, e incluso su asignación a las Pteridospermas no está del todo fundamentada.

En las Lagenostomales (fig. 111), el ápice del nucelo presenta en general una estructura elaborada que comprende una cavidad en forma de domo, llamada por Gordon (1941) *lagenostoma* o cámara polínica, y una prolongación de la misma en una estructura tubular de largo variable, llamada por el mismo autor *salpinx*. El tegumento varía en diferentes óvulos. En ciertos casos, está profundamente lobado

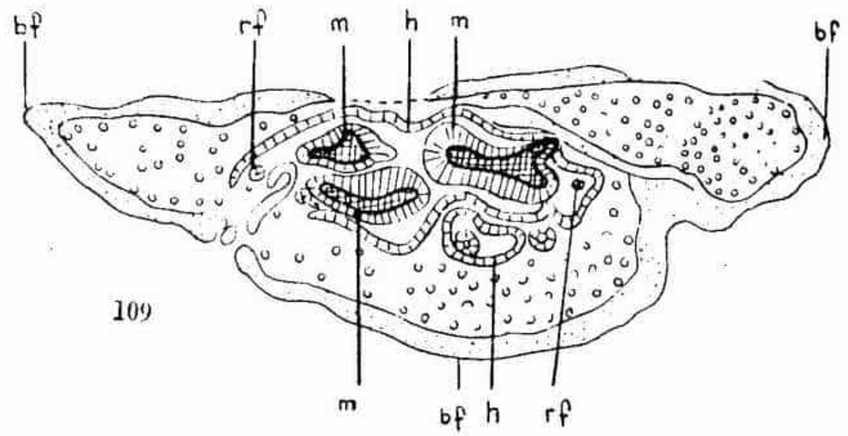
(*Salpingostoma*, Carbónico Inferior) con lóbulos libres en su parte superior, cada uno con su haz vascular. En cambio en *Lagenostoma*, del Carbónico Superior, la lobación casi no se nota y se infiere solamente por el sistema vascular. La cúpula asimismo varía, pero en general se presenta lobada, cada lóbulo con uno o más haces vasculares. Algunos géneros tienen cúpulas pluriovuladas: *Gnetopsis* Renault con 4 óvulos y *Calathospermum* Walton con hasta 60 óvulos.

El ápice nucelar de las Trigonocarpales está en cambio menos desarrollado, presentando una pequeña lagenostoma con una débil proyección que penetra en el tubo micropilar. En la periferia del nucelo, existen haces vasculares. El tegumento libre presenta dos o tres capas, la sarcotesta (externa), sclerotesta (media) y endotesta (interna); no está lobado pero presenta costillas generalmente en número de 3 o múltiplo de 3. Los haces vasculares, generalmente en la sarcotesta, se intercalan con estas costillas.

En años recientes, se han descripto numerosos óvulos petrificados que no encuadran en la clasificación artificial de Seward. Algunos géneros presentan óvulos platispérmicos que estructuralmente se asemejan a las Lagenostomales. Otros, en cambio, presentan un tegumento separado del nucelo, y también una cúpula (*Geminitheca* Smith 1959). El tegumento está vascularizado, no así el nucelo. Todos estos tipos de óvulos tienen relevante importancia desde el punto de vista de la evolución que este órgano particular tuvo desde su aparición hasta los presentes días. El origen de cada uno de estos elementos integrantes de un óvulo primitivo, será discutido más adelante, luego del conocimiento de las formas mesozoicas de Pteridospermas.

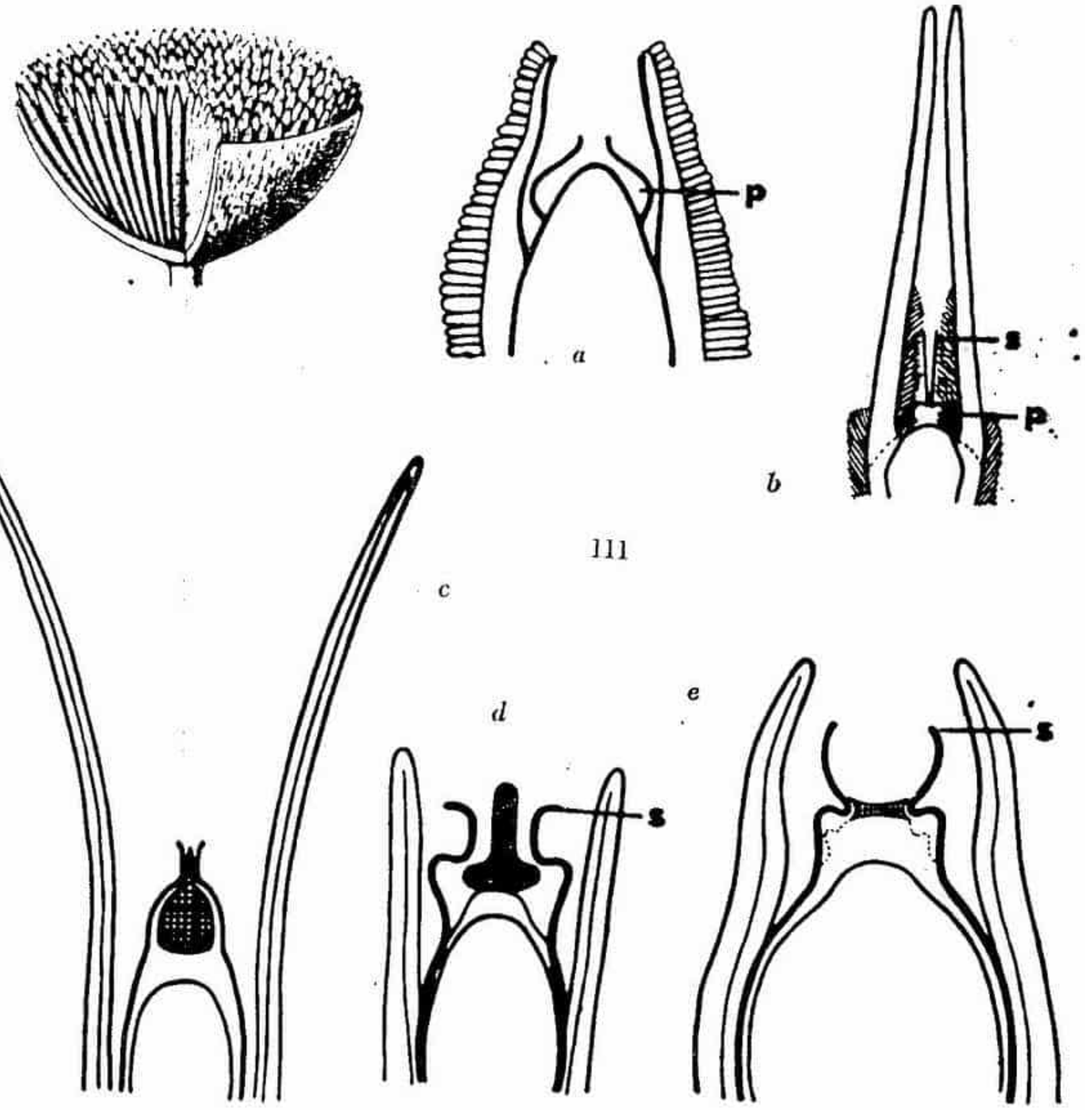
LEYENDA DE LAS FIGURAS 109-111

Figs. 109-111. — 109, Corte transversal de *Medullosa anglica* Scott. Carbónico de Europa. *bf*: bases foliares; *m*: meristelas; *rf*: rastro foliar; *h*: periderma. Algo reducido. Según Scott; 110, *Potonica adiantiformis* Zeilier. Carbónico de Europa. Algo ampliado. Reconstrucción de una estructura masculina compuesta por sacos polínicos alargados. (De Halle, 1933); 111, Partes distales de semillas pteridospérmicas mostrando los ápices nucelares modificados que forman las cámaras polínicas (*p*) y el salpinx (*s*). Todas del Paleozóico Superior del Hemisferio Norte. *a*: *Physostoma elegans*; *b*: *Salpingostoma dasu*; *c*: *Genomosperma kidstonii*; *d*: *Hydrosperma tenuis*; *e*: *Eurystoma angulare*. (De Andrews, 1963).



109

110



111

II. PTERIDOSPERMAS MESOZOICAS

En sedimentos de la Era Mesozoica, especialmente en el período Triásico, suelen hallarse numerosas frondes estériles, que en la misma forma como sus símiles paleozoicas, fueron asignadas con duda al orden Pteridospermales. Las formas triásicas, y también algunas del Jurásico, fueron halladas con fructificaciones masculinas y femeninas asociadas. Durante el Cretácico Inferior, aún se encuentran ciertos restos de frondes que pueden pertenecer al mismo grupo.

En tafofloras triásicas de nuestro hemisferio, se citaron y se citan con frecuencia representantes del género *Thinnfeldia*, que también se conoce en tafofloras coetáneas del Hemisferio Norte. Una de las características de esta, y otras frondes similares, es la presencia de una gruesa membrana cutinizada que cubre la epidermis, cuyo grosor sobrepasa notablemente el espesor que pueda tener la cutícula de los helechos; este carácter, es considerado actualmente como típico de Gimnospermas. Gothan (1912) y más recientemente Rao y Lele (1962), luego del estudio de las formas nórdicas y australes de *Thinnfeldia*, consideraron necesaria una separación, estableciendo un nuevo género para las especies gondwanicas: *Dicroidium*. Aparte de presentar diferencias estructurales de epidermis, *Dicroidium* tiene siempre el raquis principal de la fronde dividido dicotómicamente; ambos brazos de la dicotomía, vuelven a dividirse con un plan pinnado. En *Thinnfeldia*, la fronde es enteramente pinnada. En esos años, ya se sospechaba que los géneros mencionados no eran helechos sino Gimnospermas. Fue tarea de dos paleobotánicos ingleses precisar la afinidad botánica de algunas de estas plantas, con la descripción de sus órganos masculinos y femeninos. Thomas M. Harris decribió numerosos restos momificados del Rético de Groenlandia, mientras que Hugh Hamshaw Thomas hizo lo propio con momificaciones y compresiones que halló en Africa del Sur. Este último autor propuso en 1933 dos nuevas familias, Corystospermaceae y Peltaspermaceae, ambas dentro del Orden Pteridospermales. La primera de estas familias, tiene una distribución areal gondwánica (recientemente Harris, en 1964, parece haber hallado representantes de la misma en el Jurásico de Inglaterra), mientras que la segunda es cosmopolita. Otro autor inglés, John Townrow, revisó el material original de H. Thomas, y en base a colecciones nuevas precisó algunos rasgos morfológicos de las Corystospermáceas, concordando en líneas generales con su predecesor. En

Argentina, Frenguelli en repetidas contribuciones describió impresiones de frondes y estructuras masculinas y femeninas de las Corystospermáceas, sin intentar un análisis cuticular de las mismas. Los troncos que ahora son referidos a la misma familia, fueron originalmente descriptos por Bancroft (1913) en base a petrificaciones del Triásico de Africa, y recientemente, Archangelsky y Brett (1961) y Brett (1968) describieron petrificaciones de los mismos para Argentina. Los troncos se conocen con el nombre genérico de *Rhexoxylon*. Estos últimos autores concluyeron que los troncos pueden pertenecer a las frondes y fructificaciones de las Corystospermáceas y propusieron un orden nuevo, las Rhexoxylales, que estaría vinculado a las Pteridospermas del Paleozoico.

Familia Corystospermaceae H. Thomas 1933.

Arboles de hasta 10 metros de altura con un tronco de hasta 1 m de diámetro, y un amplio sistema de raíces; médula parenquimática bien desarrollada, con uno o más cilindros xilemáticos fragmentados, compuestos de leño centrífugo y centrípeto y amplios radios medulares; corteza bien desarrollada. Rastros foliares dobles, y traquéidas con punteaduras araucarioides. Frondes con el raquis principal bifurcado, y cada rama de la bifurcación pinnadamente dividida. Pínnulas de variadas formas y tamaños, con venación abierta, anfistomáticas, y con estomas haplocélicos. Esporofilos unisexuados, compuestos de un raquis principal con ramificaciones laterales. Esporofilos femeninos con ramas laterales llevando distalmente cúpulas pediceladas, curvadas, campanuladas o bivalvadas, conteniendo una semilla; semillas ovoides o elípticas con una micrópila curvada y bífida que se proyecta fuera de la cúpula. Ramas de los microsporofilos ensanchadas distalmente, llevando numerosos sacos polínicos péndulos y uniloculares, de dehiscencia longitudinal. Polen bisacado.

En esta familia se incluyen actualmente los siguientes organogéneros:

Rhexoxylon Bancroft 1913 emend. Archangelsky y Brett 1961. Troncos de un diámetro considerable debido a un crecimiento secundario en espesor desarrollado por una prolífica actividad meristemática, rotura del cilindro vascular por un gran desarrollo de células parenquimáticas y por el crecimiento de tejido vascular adventicio en los intersticios. Médula amplia, conteniendo numerosas estructuras secretoras y rastros foliares accesorios. En las ramas jóvenes, el cilindro vascular centrífugo-

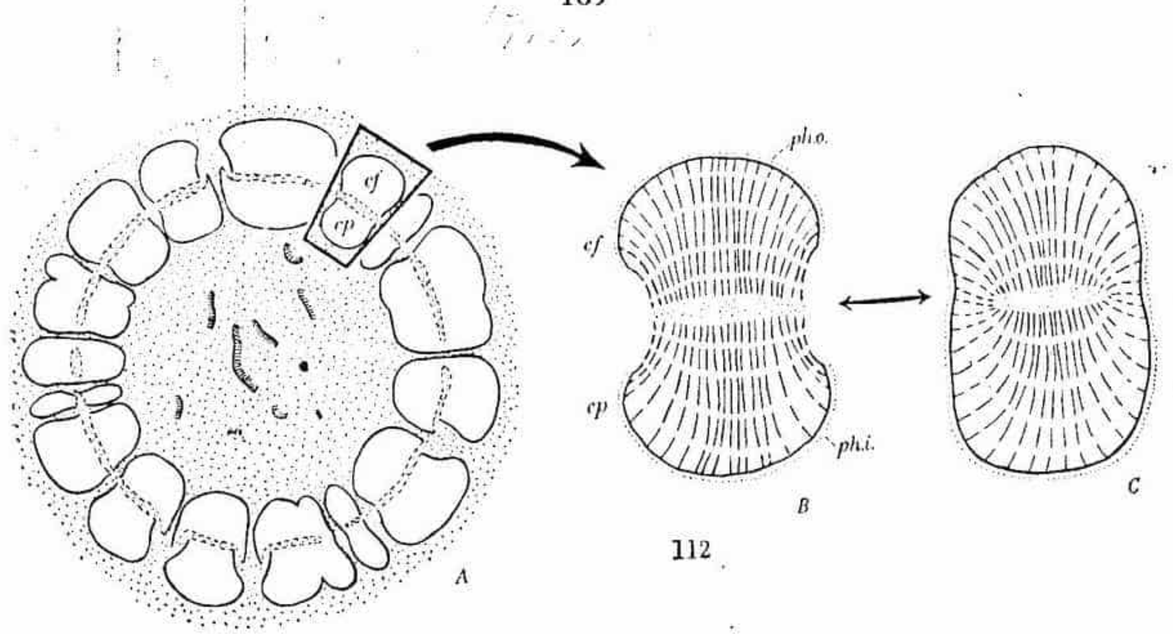
centrípeto (doble) está diseeto por amplios radios primarios o intersticios vinculados al origen de los rastros foliares. Estos amplios radios se perpetúan en las partes más viejas del tronco, que se caracterizan por un cilindro periférico de tejido vascular centrífugo formando sectores cuneiformes, e internamente al mismo, por el desarrollo de uno o más haces vasculares dobles (centrípeto-centrífugos), concéntricos y perimedulares. Las traquéidas del xilema más primario tienen engrosamientos espiralados y escalariformes. Los rayos del xilema son uniseriados y los campos de cruzamiento presentan 2-3 poros elípticos. Las traquéidas del xilema secundario tienen puntuaciones areoladas alternas, 1-3 seriadas; los rayos son casi exclusivamente uniseriados y los campos de cruzamiento contienen de 1-3 poros grandes, circulares o elípticos. Haces parenquimáticos verticales son comunes en el leño secundario. Las células del floema secundario presentan numerosas áreas perforadas laterales (áreas cribosas); hay fibras floemáticas. Triásico de Africa del Sur y América del Sur. (Lám. XI, figs. 2, 3, 4, 5; Figs. 112, 113).

El tipo estructural de *Rhexoxylon* es de una gran complejidad anatómica. Existe una semblanza remota con ciertas angiospermas actuales, preferentemente con lianas. En un principio se pensó que *Rhexoxylon* era una liana, pero el hallazgo de grandes troncos rectos, de más de 10 metros de longitud, en el Triásico argentino (Ischigualasto, San Juan) permite descartar tal suposición. Las grandes raíces y el tipo de estructura manoxílica debida a una gran cantidad de parénquima, permiten suponer que la planta ha vivido en ambientes semipantanosos. En la localidad de Ischigualasto, asociados a *Rhexoxylon*,

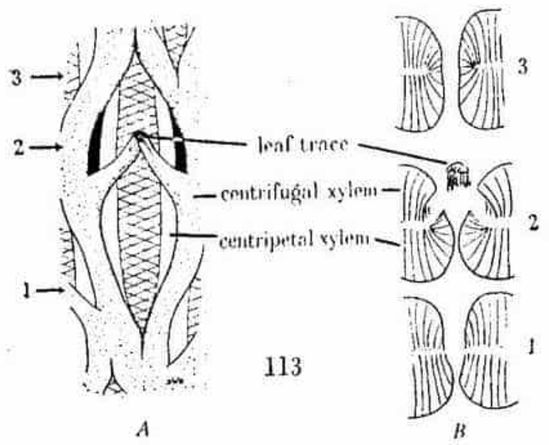
---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 112-117

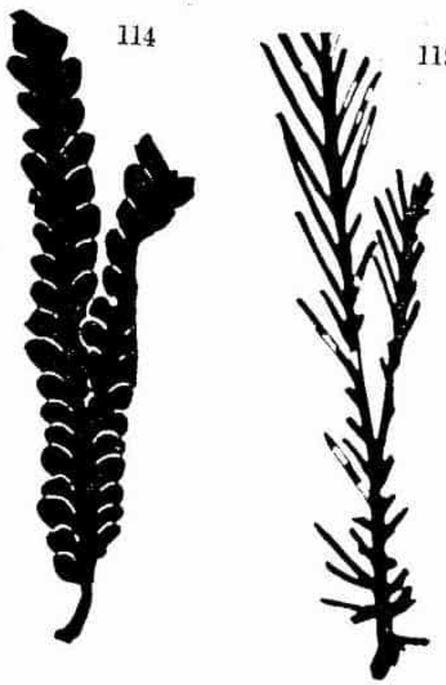
Figs. 112-117. — 112, *Rhexoxylon piatnitzkyi* Arch. et Brett. Triásico, Argentina. A: esquema de corte transversal de un tallo joven; B-C: detalle de lóbulos xilemáticos centrífugo-centrípetos (*cf* y *cp*) con floema interno y externo (*ph i*, *ph o*). (De Archangelsky y Brett, 1961); 113, *Rhexoxylon piatnitzkyi* Arch. et Brett. A: vista tangencial esquemática mostrando la formación del rastro foliar doble (leaf trace) y la posición del xilema centrífugo (centrífugal xylem) y centrípeto (centripetal xylem). B: detalle de los tres cortes transversales indicados en los niveles 1, 2 y 3. Ampliado. (De Archangelsky y Brett, 1961); 114, *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan. Triásico de Gondwana. Algo reducido. (De Townrow, 1962); 115, *Dicroidium* (*Xylopteris*) *elongatum* (Carruthers) Arch. Triásico, Gondwana. Algo reducido. (De Townrow, 1962); 116, *Dicroidium* (*Johnstonia*) *stelznerianum* (Geinitz). Triásico, Argentina. Algo reducido. Tres aspectos mostrando la variación en el desarrollo pinnular. (De Frenguelli, 1943); 117, *Dicroidium zuberi* (Szajnocha) Arch. Triásico, Argentina. Detalle de la venación de las pínnulas. ca. 1.5 aumentos. (De Frenguelli, 1944).



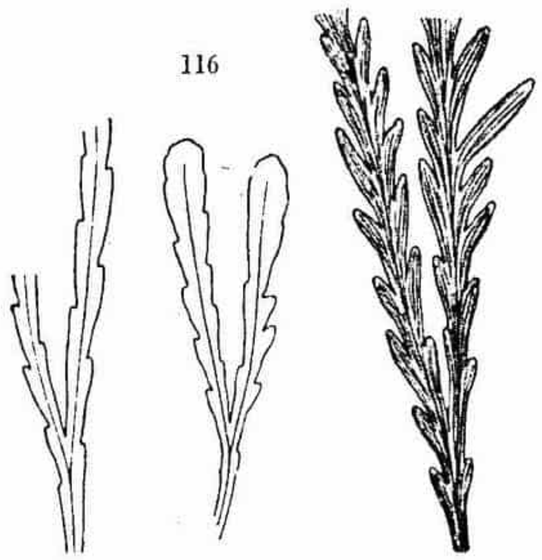
112



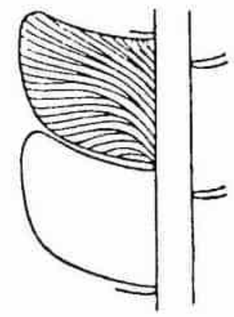
113



114 115



116



117

se han encontrado numerosos esqueletos de reptiles, como cocodrilos o cinodontes, que sugieren asimismo este tipo de ambiente.

Dicroidium Gothan 1912, emend. Townrow 1957. Fronde pinnada o bipinnada, con raquis principal bifurcado. Pinnas generalmente subopuestas y algo decurrentes, las más cortas internas, cerca del punto de bifurcación del raquis. Pínnulas de limbo desarrollado, odontopterídeas, o de limbo reducido, hasta acintadas. Venación sfenopterídea, odontopterídea, raramente aletopterídea, o bien uninervada. Venas concentradas en un punto común de origen, cerca del margen basal basiscópico. Cutícula delicada o gruesa, anfistomática, con más estomas en la inferior, irregularmente distribuidos y orientados. En pínnulas alargadas, estomas con tendencia a una orientación longitudinal. Células epidérmicas alargadas o isodiamétricas, de contornos algo sinuosos o rectos, frecuentemente con papilas. Estomas dicíclicos o imperfectamente dicíclicos, haplocélicos, con células subsidiarias poco especializadas. Triásico Gondwánico. (Lám. XII, figs. 2, 5; Figs. 114, 115, 116, 117).

La fronde de este género presenta pínnulas de tipos muy variados en cuanto a forma, pero con una estructura epidérmica semejante. Los diferentes tipos fueron clasificados en distintos géneros, que poco a poco han sido sinonimizados a *Dicroidium*. De tal manera, los siguientes géneros son ahora sinónimos de *Dicroidium: Dicroidiopsis, Diplasiophyllum, Zuberia, Johnstonia, Xylopteris* y *Hoegia*. En Argentina, estos géneros (salvo el último) han sido descriptos por diferentes autores.

Hemos de poner en la lista de especies, entre paréntesis, la previa asignación genérica de los diferentes taxones; todas son triásicas.

1) *Dicroidium (Dicroidiopsis) acutum* (Walkom), Mendoza.
2) *D. (Dicroidiopsis) crassum* (Menéndez), Mendoza.
3) *D. (Dicroidiopsis) dubium* (Feistmantel), Mendoza y La Rioja.
4) *D. intermedium* (Kurtz) Frenguelli, Mendoza.
5) *D. lancifolium* (Morris) Gothan, Neuquén, Mendoza.
6) *D. odontopteroides* (Morris) Gothan, San Juan, Mendoza.
7) *D. pinnis-distantibus* (Kurtz) Frenguelli, Mendoza.
8) *D. remotum* (Szajnocha) Frenguelli, Mendoza.
9) *D. (Johnstonia) stelznerianum* (Geinitz) Frenguelli, Mendoza.

10) *D. (Xylopteris) argentinum* (Kurtz), Mendoza.
11) *D. (Xylopteris) elongatum* (Carruthers) Archangelsky, Mendoza, San Juan.
12) *D. (Zuberia) zuberi* (Szajnocha) Archangelsky, San Juan.
13) *D. (Johnstonia) coriaceum* (Johnston) Townrow, San Juan.

Umkomasia H. Thomas 1933. Inflorescencia femenina ramificada en un plano, llevando cúpulas pediceladas curvadas que encierran semillas. Cúpulas enteras o bilobadas. Nucelo proyectándose de la cúpula, curvado y bífido. Triásico de Africa del Sur y América del Sur. (Figs. 118, 119).

Especies argentinas:

Umkomasia cacheutensis Freng. Triásico de Mendoza.

Estas estructuras nunca han sido halladas en conexión orgánica con las frondes de *Dicroidium* pero sí en repetida asociación. Existen ciertas evidencias de similitud epidérmica que permiten asignar estos megasporofilos a la familia.

Pteruchus Thomas 1933. Microsporofilos simples, sin órgano de sostén, ubicados sobre un eje cutinizado de diámetro igual al raquis de fronde. Eje radialmente simétrico. Microsporofilo no dicotomizado, pinnado alternadamente. Raquis alado y llevando ocasionales pínnulas estériles con la cutícula dorsiventral. Pinnas expandidas en cabezas esporangíferas redondeadas o alargadas, con los sacos de polen ubicados en un lado de las cabezas (el inferior). Sacos polínicos numerosos con forma de cigarros, uniloculares y con dehiscencia longitudinal. Estomas presentes en las cutículas de las cabezas. Polen bisacado con un surco alargado en la parte distal del cuerpo central. Triásico de Sud Africa, Sud América, Australia. (Lám. XII, fig. 1; Figs. 120, 121).

Especies argentinas:

1) *Pteruchus dubius* Thomas (= *Pterorrachis barrealensis* Freng.) Triásico, San Juan.
2) *P. simmondsi* (Shirley) Thomas (= *Stachyopitys anthoides* Freng.) Triásico, Mendoza.
3) *? P. petasatus* Townrow (= *Stachyopitys* cf. *annularioides* sensu Halle), Jurásico, Península antártica.

No existen evidencias de conexión orgánica, pero la similitud de la estructura epidérmica de los microsporofilos y de las frondes, como también la repetida asociación con éstas en numerosos yacimientos, permiten asignar esta estructura a la misma familia.

Familia PELTASPERMACEAE Thomas 1933.

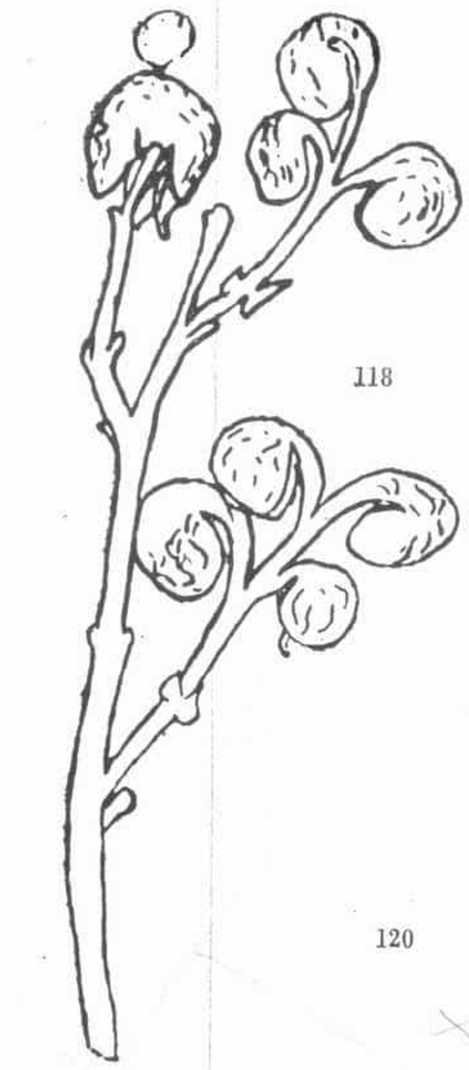
Frondes con raquis principal pinnadamente dividido, llevando pínnulas cladofleboides, con vena media y venas laterales dicotómicas. Sobre el raquis principal y el raquis de pinnas se encuentran protuberancias fuertemente cutinizadas. Cutícula gruesa, con estomas haplocélicos característicos. Fructificación femenina compuesta por un eje central que lleva ramificaciones laterales con discos expandidos distalmente (peltados) que tienen óvulos insertados en su cara adaxial. Fructificación masculina en forma de eje ramificado, con expansiones distales que llevan numerosos sacos polínicos. Polen monocolpado.

Esta familia es cosmopolita, ya que se conoce tanto en el Hemisferio Norte como en el Gondwana. Los primeros representantes son pérmicos, y su existencia se prolongó hasta el Rético inclusive. No se conocen los tallos o troncos. En esta familia se distinguen los siguientes géneros:

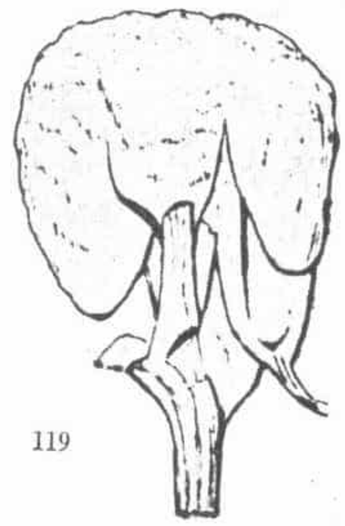
Lepidopteris Schimper 1869, emend. Townrow 1956. Frondes bipinnadas, lanceoladas, angostadas abruptamente hacia la base y gradualmente hacia el ápice. Raquis fuerte, cubierto por protuberancias cutinizadas y sólidas. Pinnas lanceoladas, perpendiculares en la base, hacia el tope de fronde agudas. Raquis de pinnas con protuberancias similares. Pínnulas lanceoladas, raramente contraídas en la base, de ápice agudo o redondeado y márgenes dentados. Vena media fuerte, llegando cerca del ápice, con venas laterales dicotomizadas. Cutícula gruesa. Células epidérmicas isodiamétricas o rectangulares, frecuentemente con papilas y bases de tricomas. Estomas sin orientación definida, en

LEYENDA DE LAS FIGURAS 118-122

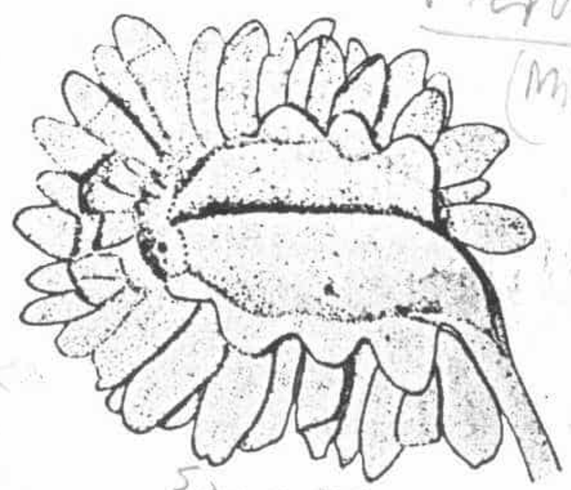
Fig. 118-122. — 118, *Umkomasia macleanii* H. Thomas. Triásico, Africa. Inflorescencia femenina × 2 (De H. Thomas, 1933) ; 119, Idem, detalle de una cúpula. × 7 (De H. Thomas, 1933) ; 120, *Pteruchus africanus* H. Thomas. Triásico, Africa. Detalle de una cabeza esporangífera mostrando la disposición de los sacos polínicos. × 7. (De Townrow. 1962) ; 121, Grano bisacado de *Pteruchus*. ca. 800 aumentos. (De Townrow, 1962) ; 122 ; *Thinnfeldia constricta* Halle. Jurásico, Argentina. Aspecto general de pinna mostrando venación de pínnulas. × 1.5. (De Halle, 1913).



118



119



120

122

121

ambas epidermis, hundidos en una cámara radialmente simétrica, con 5-6 células subsidiarias no especializadas que llevan papilas que suelen tapar la boca estomática. Pérmico-Rético. Eurasia y Africa del Sur. (Figs. 126, 127).

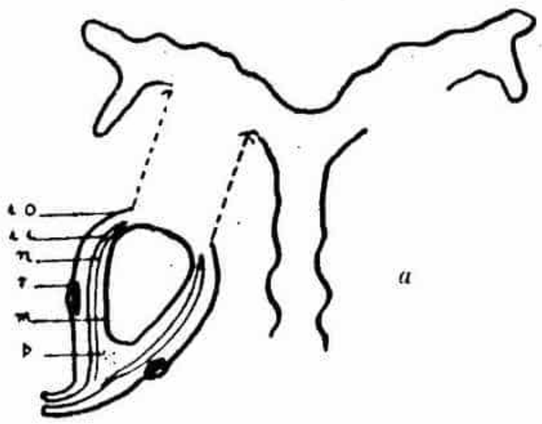
En Argentina, aunque el género no ha sido mencionado, existen evidencias de su presencia. Ciertos ejemplares triásicos clasificados como *Callipteridium argentinum* por Frenguelli, parecen pertenecer a *Lepidopteris*. También en la Quebrada de Santa Clara, al sur de Mendoza, se han mencionado restos de este género con cutícula preservada, en capas posiblemente del Triásico.

Peltaspermum Harris 1937. Estructura femenina con ramas alternadas en un plano. En las terminaciones de las ramas hay cabezas que llevan semillas gruesas, con 5-15 lóbulos marginales que se curvan en la superficie. Raquis y ramificaciones con protuberancias también presentes en la superficie de la cabeza. Semillas dispuestas en la superficie inferior de la cabeza, desde 2 que pueden insertarse lateralmente en la rama, a 10-12 formando un anillo alrededor de la inserción de la rama. Cutícula con estomas del tipo *Lepidopteris*. Semillas con una micrópila prominente y nucelo libre. Triásico. Groenlandia y Africa del Sur. (Fig. 123).

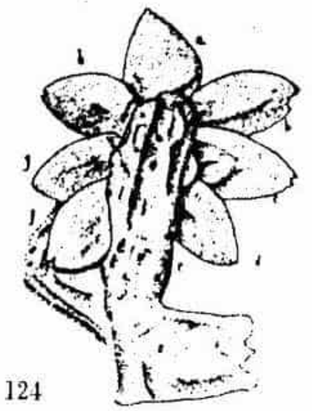
Antevsia Harris 1937. Microsporofilos bipinnados, con ráquises primarios alternos en un plano, y ramificación secundaria irregular. Ráquises con protuberancias globosas. Ultimas ramificaciones llevando 4-12 sacos polínicos sésiles, uniloculares, con dehiscencia longitudinal. Pared de los sacos polínicos maciza, mostrando una vena y algunos estomas en la superficie dorsal. Estomas con las bocas obturadas por papilas en células subsidiarias. Granos de polen ovalados, monocolpados. Triásico. Groenlandia, Suecia, Africa del Sur, Australia, América del Sur. (Figs. 124, 125).

LEYENDA DE LAS FIGURAS 123-127

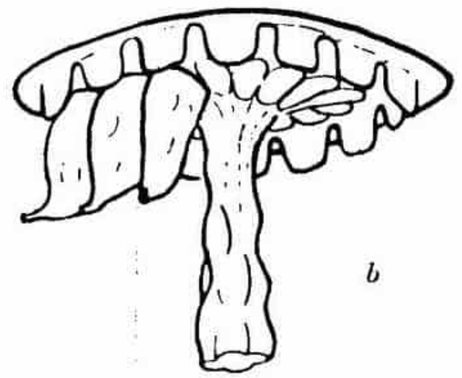
Figs. 123-127. — 123. *a* y *b*, *Peltaspermum* sp. Triásico de Europa. Reconstrucción y sección idealizada de la estructura femenina peltada (disco cupulado) : *io* : tegumento externo: *ii* : tegumento interno : *n* : nucelo : *r* : cuerpo resinoso ; *m* : membrana de megasporo ; *p* : granos de polen en la cámara polínica del nucelo. *ca*. 3 aumentos. (De Harris, 1932) ; 124 y 125, *Antersia zeilleri* (Nathorst) Townrow. Triásico, Europa. Microsporofilo llevando sacos polínicos (× 5) y grano de polen monocolpado (× 600). (De Townrow, 1960) ; 126 y 127, *Lepidopteris stormbergensis* (Seward) Townrow. Triásico, Africa. Fronde pinnada (127) y detalle de pínnulas mostrando venación (126), × 1/2 y × 1 respectivamente. (De Townrow, 1960).

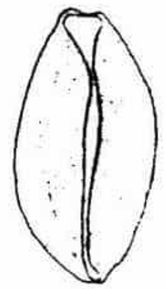


123



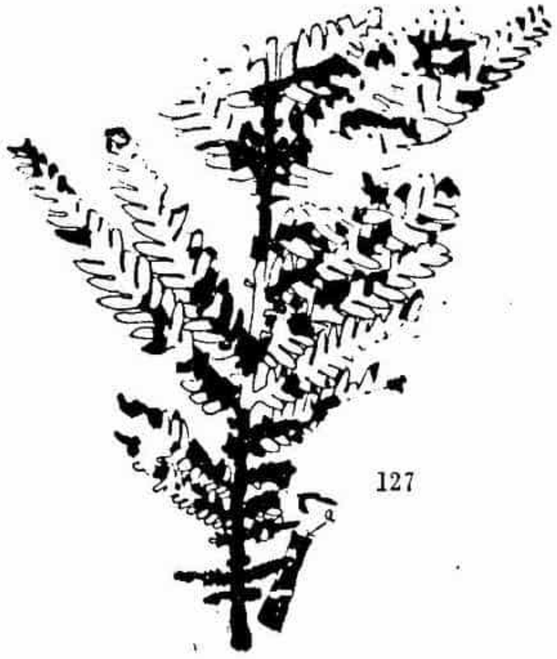
124





125

126



127

En Argentina, Frenguelli describió el género *Fanerotheca* que fue combinado a *Antevsia* por Townrow (1960). El material procede del Triásico de Cacheuta, Mendoza. La especie es *Antevsia extans*.

OTRAS PROBABLES PTERIDOSPERMAS

En los períodos Triásico, Jurásico y Cretácico Inferior, suelen hallarse frondes pinnadas con una gruesa cutícula, que pueden ser asignadas a las Pteridospermas. Algunas de estas frondes presentan caracteres que las acercan a las Cicadales (en virtud, entre otras cosas, de los aparatos estomáticos muy similares a los representantes vivientes del orden) y serán tratadas aparte. Otras, en cambio, presentan caracteres de semejanza con los representantes triásicos del grupo. Diversos autores han hecho agrupaciones artificiales de géneros, tales como "Serie de Thinnfeldia", las que no tiene ningún valor sistemático. No suelen ser elementos muy frecuentes por cuanto a principios del Jurásico ya comenzó la declinación de las Pteridospermas. Uno de los géneros más interesantes es:

Pachypteris Bgt. 1828 (emendado por Harris 1964). Frondes pinnadas que llevan pínnulas de un tipo pecopterídeo a cladofleboide, con mesófilo y cutícula muy gruesos, que a veces no permite ver la venación en la impronta; venación reflejada en la estructura cuticular, compuesta de una vena media y laterales simples o furcadas. Pínnulas hipo o raramente anfistomáticas; las células epidérmicas en general son isodiamétricas, con sus membranas celulares fuertemente engrosadas. Los estomas son haplocélicos y presentan un ciclo de células subsidiarias no muy diferenciadas de las comunes epidérmicas. Células de cierre hundidas en el fondo de una cámara epistomática. Triásico Superior-Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Lám. XII, fig. 4).

Especies argentinas:

1) *Pachypteris elegans* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
2) *P.* (?) *patagonica* Feruglio, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
3) *P. dalmatica* F. v. Kern, Jurásico Medio, Península antártica.
4) *P. crassa* (Halle) Townrow, Jurásico Medio, Península antártica.

Harris (1964) ha encontrado ejemplares de *Pachypteris* asociados a una nueva fructificación, que describió con el nombre de *Pteroma*, en el Jurásico del Yorkshire. Esta fructificación masculina es similar a *Pteruchus* y también tiene granos de polen bisacados. La relación de este género con las Corystopermáceas se acentúa. Más recientemente, Townrow (1965) halló en Tasmania *Pachypteris* asociado a *Pteruchus*, ubicando este género decididamente en las Corystospermáceas.

Mesosingeria Archangelsky 1963. Fronde bipinnada. Pinnas ovales o lanceoladas, imparipinnadas. Pínnulas oblongas a lanceoladas, de márgenes enteros, insertas al raquis con ángulo de 45-60°, alternas a subopuestas; en la base, el margen anadrómico algo constricto, el catadrómico decurrente. Una (o más?) vena entra en la pínnula, bifurcándose una o dos veces con ángulo agudo, todas las ramas llegando hasta cerca del ápice. Sustancia del mesófilo gruesa. Cutícula gruesa, anfistomática, estomas más frecuentes en la epidermis inferior. Células epidérmicas en ambas cutículas típicamente isodiamétricas, algo alargadas en los márgenes. Células epidérmicas sobre los raquises, rectangulares o cuadradas. Venas no marcadas en la epidermis. Membranas celulares robustas. Superficie de células epidérmicas chata, finamente granulosa. Estomas típicamente monocíclicos, a veces imperfectamente dicíclicos, orientados longitudinalmente o sin orientación definida, no formando hileras o bandas estomáticas. Células de cierre hundidas en una concavidad circular u oval, formada típicamente por 5-8 células subsidiarias no especializadas. Boca de la cavidad elevada sobre la superficie epidérmica y constreñida por una proyección tubular de cutina. Cretácico Inferior. Argentina. (Figs. 128, 129).

Especies conocidas:

1) *Mesosingeria coriacea* Archangelsky, Cretácico Inf., Santa Cruz.
2) *M. herbstii* Archangelsky, Cretácico Inf., Santa Cruz.
3) *M. mucronata* Archangelsky, Cretácico Inf., Santa Cruz.
4) *M.* (?) *obtusa* Archangelsky, Cretácico Inf., Santa Cruz.
5) *M. striata* Archangelsky, Cretácico Inf., Santa Cruz.

Thinnfeldia Ettingshausen 1852. Frondes coriáceas, pinnadas. Raquis de pinna robusto. Pínnulas ovaladas o lanceoladas, separadas o confluentes en la base, con una conspicua vena media que llega cerca del ápice, y venas laterales dicotomizadas hasta dos veces con ángulo agudo, algunas veces llegando hasta los

márgenes. Ambas epidermis con células isodiamétricas (alargadas sobre las venas), de paredes rectas, con papilas y rastros de tricomas. Estomas haplocélicos con células de cierre hundidas, rodeadas por dos ciclos de células subsidiarias. Pérmico-Jurásico (más frecuente en el Triásico) de Eurasia. (Fig. 122).

Este género ha sido citado para Argentina, aunque todas las referencias de autores antiguos deban ser pasadas a *Dicroidium*; quedan sin embargo algunas especies que pueden ser dejadas en este género hasta que el análisis cuticular permita una clasificación más precisa.

1) *Thinnfeldia constricta* Halle, Jurásico, Península antártica.
2) *T. praecordillerae* Frenguelli, Triásico de Mendoza, San Juan, La Rioja.

LA EVOLUCION DEL OVULO

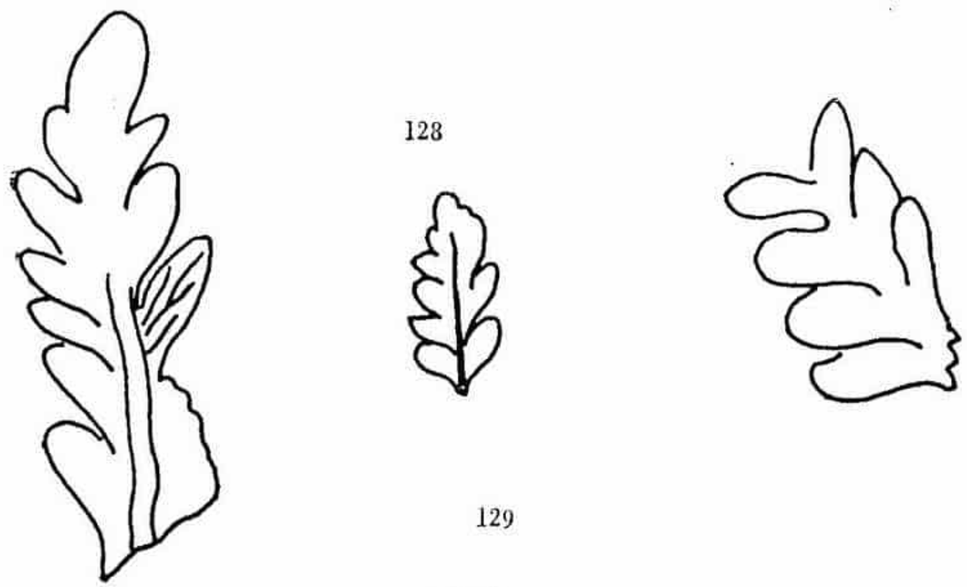
Si bien es cierto que la Paleobotánica no ha podido aún dar respuesta satisfactoria a algunos problemas fundamentales, como el origen de las Angiospermas por ejemplo, ha podido presentar evidencias notables en otros aspectos. Entre las que más se destacan pueden considerarse aquellas referentes a las estructuras ovulares más primitivas, y los probables pasos evolutivos hasta llegar a los óvulos más desarrollados.

Hemos visto que en Paleobotánica usamos el término "óvulo" para estructuras que se encuentran separadas de la planta madre, y que muy probablemente pertenezcan ya a la etapa "semilla" de los mismos (o sea que han sido fecundados). Como en Paleontología no conocemos el desarrollo ontogenético de un vegetal con seguridad, no podemos saber si un óvulo es ya semilla o no. Pero, como la estructura del óvulo está reflejada también en la semilla, este hecho es el que más importa para nuestros fines.

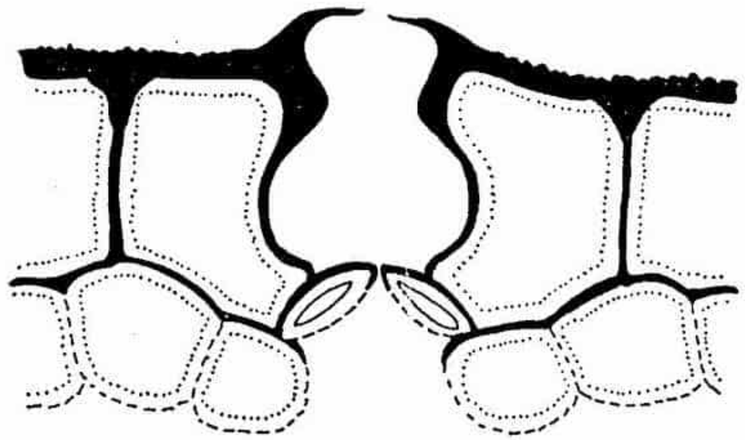
LEYENDA DE LAS FIGURAS 128-130

Fig. 128-130. — 128, *Mesosingeria coriacea* Archang. Cretácico, Argentina. Porciones de pinna mostrando forma y venación. Tamaño natural. (De Archangelsky, 1963); 129, *Mesosingeria coriacea* Archang. Sección ideal de un estoma. 500 aumentos. (De Archangelsky, 1963); 130, Esquema de los posibles estadíos en la evolución de una semilla pteridospérmica a partir de un megasporangio vascularizado de *Stauropteris burntislandica*. (Según Andrews, 1961).

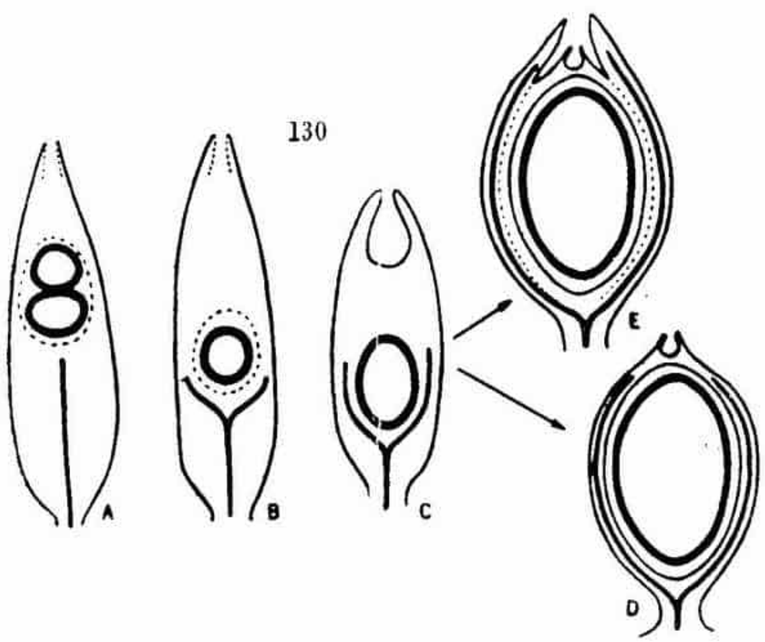
128



129



130



Tal como los Paleozoólogos de Vertebrados encuentran que los mamíferos representan el grupo más evolucionado en la actualidad, las espermatófitas, en los vegetales, constituyen el grupo más avanzado en las floras presentes (y aún de períodos más lejanos como el Terciario, Cretácico y hasta el Jurásico). El éxito obtenido por estas plantas se debe sin lugar a dudas a su forma de reproducción y a la protección del gametofito femenino. La presencia de un óvulo dentro de un ovario, protegido por capas de tegumentos, es un indiscutible avance morfológico sobre las Pteridofitas. Estas, hemos visto que llegan a tener representantes con fructificaciones que semejan verdaderos óvulos rudimentarios (Lepidocarpales). Sin embargo, recién en las Pteridospermas se llega a la formación de un verdadero óvulo (gametofito femenino, que se retiene *dentro* de un nucelo o megasporangio, el cual, a su vez, está cubierto por una o dos capas protectoras, denominadas tegumentos). En las Gimnospermas, los granos de polen fecundan directamente el megasporo, mientras que en las Angiospermas, casi siempre los óvulos están incluidos dentro de un ovario, el que proyecta estructuras (estigmas) que son las receptoras de los granos de polen, y éstos emiten tubos polínicos que son los que alcanzan a fecundar la oosfera. En las Gimnospermas primitivas, existe sin embargo una evidente disposición protectora del megasporo, que se manifiesta ya sea por procesos apicales del nucelo, que forman verdaderas cámaras polínicas (lagenostomas y excrescencias de los mismos, salpinx), o bien por procesos de los tegumentos en forma de tubos o finalmente, protección del o de los óvulos por una nueva estructura tegumentaria externa, la cúpula, que puede considerarse como intento morfológico de un ovario.

Es curioso el hecho de que estas estructuras, que llegaron a ser muy complejas, se desarrollaron durante el Paleozoico Superior, especialmente durante el Carbónico, y, al parecer, sólo dentro del grupo de las Pteridospermas. El elevado número de óvulos petrificados descriptos en los últimos años constituye un interesante stock primitivo, dentro del cual podría encontrarse el tipo (o los tipos) que evolucionaron posteriormente, durante el Mesozoico, y que dieron origen a las primitivas Angiospermas.

La existencia de estructuras femeninas complejas, de las que se conocen concretamente la composición y extensión de los diferentes tejidos, ha posibilitado la postulación de numerosos conceptos sobre la forma en que éstas se originaron. Desde los comienzos del presente siglo se

formularon diversas hipótesis (Benson 1904, Oliver y Scott, 1904, Stopes, 1904 y 1905, Matte 1904, Oliver, 1909, De Haan 1920, Halle 1933 y 1937, Walton 1940 y 1953, Andrews 1949 y 1961, Smith 1959, Long, 1960, Mamay 1954, etc.). Sería largo citar a todos los autores que han realizado incursiones en este tema. Recién en los últimos años, se ha generalizado una idea sobre la probable formación de los distintos elementos que constituyen el óvulo. Revistaremos dos conceptos que difieren algo entre sí y que son los que actualmente resumen el estado de nuestros conocimientos.

Para llegar a entender las transformaciones morfológicas que conducen a un vegetal arquetípico a producir un óvulo protegido, debemos recurrir a varios conceptos básicos, actualmente aceptados, relacionados con los procesos evolutivos de diversos órganos vegetales a través de su existencia filogenética. Estos conceptos están resumidos en la *teoría del teloma* y se basan en los llamados "procesos elementales", que condicionan el desarrollo de los órganos. Los fundamentales son los procesos de reducción, planación (ubicación en un plano), foliarización o parenquimatización, sobreencumbramiento, incurvación y finalmente, fusión. Estos procesos elementales, actuando independientemente o en conjunto, pueden variar las formas y estructuras vegetales a través del tiempo.

Volviendo al tema, podemos en teoría llegar a desarrollar un óvulo a partir de un vegetal arquetípico mediante sucesivas etapas de transformación. Según el primer concepto, llamado por Andrews (1961) *concepto del nucelo modificado* (fig. 130), el vegetal primitivo del que se originó un óvulo bien pudo ser de un tipo similar a *Stauropteris burntislandica* del Carbónico Inferior (Primofilice), que posee dos megasporos funcionales en el megasporangio, el cual tiene un pequeño poro distal y cuya sección inferior, estéril, está atravesada por un haz vascular central. Este tipo de megasporangio se modifica de la siguiente manera:

1) Reducción a un solo megasporo.
2) Hundimiento del megasporo hacia la base del esporangio.
3) El haz vascular central se divide en varios haces que rodean el megasporo, creciendo hasta cerca del ápice.
4) Leve modificación de la pared del esporangio y ápice. Este órgano resultaría similar al nucelo vascularizado de las Trigonocarpales.

5) Ulterior modificación consistente en el crecimiento y lobación del ápice del esporangio, dando como resultado el tipo de óvulo de las Lagenostomales.

Este concepto, si bien explica el probable origen del nucelo de las Pteridospermas, no ofrece explicación para la formación de la cúpula y del tegumento.

El segundo concepto es el telómico, y ha sido esbozado en parte por distintos autores y recientemente sintetizado por Smith (1964) (fig. 131). El vegetal arquetípico sería nuevamente *Stauropteris burntislandica*, con un megasporangio terminal en una rama y un sistema de ramificación por debajo.

1) Reducción a un megasporo funcional.

2) Elaboración del ápice del esporangio para formar un dispositivo de captura de polen, y, simultáneamente, el desarrollo de un tegumento rudimentario por modificación de ramas adyacentes (telomas). Estado representado por *Genomosperma kidstonii*.

3) Fusión parcial de los lóbulos del tegumento para formar una estructura cupular libre del nucelo (esporangio) y luego fusionada basalmente al mismo *(G. latens)*.

4) Nueva modificación del sistema de ramificación (telomas) en la base del nucelo-tegumento ya formado, resultando en un segundo tegumento o cúpula que encierra uno o más óvulos *(Geminitheca scotica)*.

5) Fusión del tegumento al nucelo *(Calathospermum scoticum)*.

6) Reducción en complejidad del tegumento de los lóbulos apicales, la lobación quedando menos evidente. La función de captura del polen se transfiere del ápice del nucelo al tegumento que llega a formar un tubo micropilar (Lagenostomales del Carbónico Superior).

7) Nueva reducción del tegumento y traspaso a la cúpula de la función protectora y captura polínica (Trigonocarpales). Los lóbulos del tegumento primitivo (interno) se reconocen sólo por la presencia de discretos haces vasculares en la periferia del nucelo.

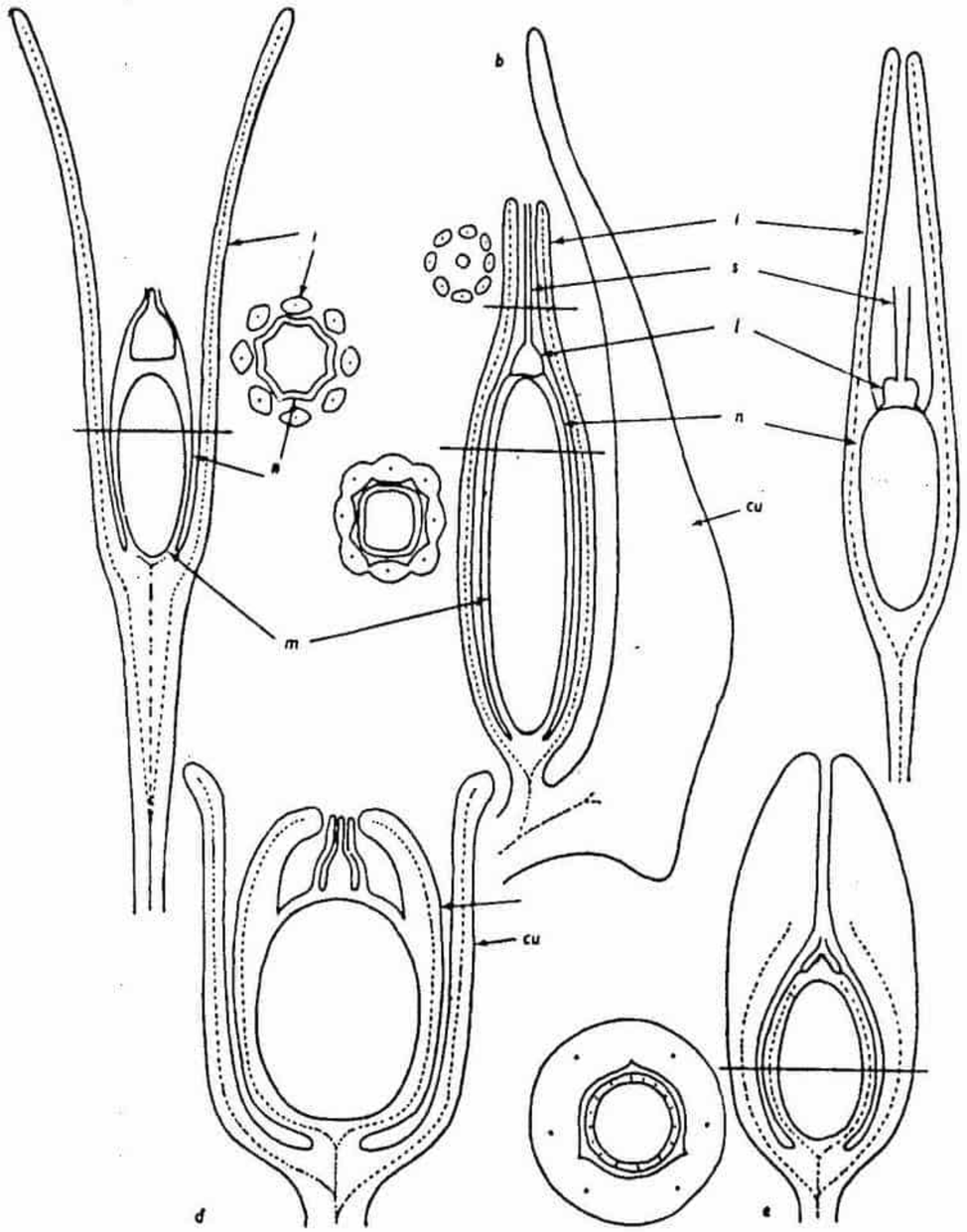


Fig. 131. — Diferentes cúpulas y semillas paleozóicas que ejemplifican los posibles estadíos en la evolución del óvulo, según la interpretación de Smith (1964). *a* : *Genomosperma kidstonii* (secciones longitudinal y transversal) ; *b* : *Geminitheca scotica*, sección longitudinal de óvulo y un lóbulo de la cúpula, con dos secciones transversales del mismo ; *c* : *Salpingostoma dusu*, sección longitudinal de óvulo ; *d* : *Lagenostoma lomaxii*, sección longitudinal de óvulo y cúpula ; *e* : sección longitudinal del óvulo de las Trigonocarpales. Líneas punteadas indican haces vasculares ; *cu* : cúpula ; *i* : tegumento ; *l* : lagenostoma ; *m* : membrana del megasporo ; *n* : nucelo ; *s* : salpinx.

8) Fusión del segundo tegumento (cúpula) al nucelo, ahora vascularizado (tegumento interno). No se conocen óvulos de ese tipo al estado fósil, pero los de las Cycadales recientes son representantes. (El tegumento de los óvulos de las Cycadales es una estructura doble y el supuesto nucelo vascularizado es en realidad la capa más interna del tegumento masivo que resultó de la fusión del tegumento y cúpula, ya vista).

Este concepto explica de una forma distinta, hasta la ahora supuesta, el origen de las cúpulas multiovuladas. En efecto, tenemos casos de cúpulas que tienen hasta 60 óvulos *(Calathospermum)* o un solo óvulo *(Lagenostoma)*. El segundo caso fue interpretado como producto de reducción del primero. Smith, sin embargo, ofrece la explicación de que todas han tenido un desarrollo análogo. La diferencia radica en la cantidad de telomas de la fronde que intervienen en la formación de la cúpula. Pueden intervenir pocos telomas (pocos ráquises) que envuelven un solo megasporangio. Puede intervenir una mayor porción de fronde que envuelve a más de un óvulo, y finalmente puede intervenir una gran porción de fronde que envuelve numerosos óvulos simultáneamente. Estos, en tal caso, debieron converger en la base de los telomas estériles, y éstos, a su vez, debieron disponerse radialmente sobre un eje que se redujo originando un nudo o receptáculo.

Otra conclusión interesante es que los óvulos en las Pteridospermas han debido formarse independientemente varias veces, pero siempre con una marcada convergencia morfológica a un resultado análogo entre las estructuras alcanzadas en la etapa del Paleozoico.

Smith (l. c.) concluye que probablemente las Pteridospermas han originado a partir de varios tipos estructurales distintos y por ello son polifiléticas. Sin embargo, estos tipos estructurales diferentes, han podido estar relacionados entre sí, constituyendo un grupo taxonómico natural, y, por lo tanto, filogenéticamente las Pteridospermas serían monofiléticas. De cualquier manera, no podemos estar seguros hasta tanto conozcamos en detalle a los vegetales ancestros, con estructuras femeninas en una etapa de desarrollo inferior al de las Pteridospermas que hemos analizado.

Mucho más arduo es el problema de la interpretación de las estructuras ovulíferas de las Pteridospermas mesozoicas. En rigor, hasta el presente sólo existen hipótesis muy generales, debido a que el material no consiste en petrificaciones que permitirían un estudio histológico completo de las mismas. La forma general de los aparatos ovulíferos es bastante diferente a las Pteridospermas paleozoicas. Tanto en *Peltaspermum* como en *Umkomasia*, los óvulos están dispuestos sobre ramificaciones más o menos modificadas, que se insertan en un eje o raquis principal único de manera pinnada. Constituyen entonces una formación laxa, independiente de la fronde pero originada por ella. Las bractéolas de las ramificaciones de *Umkomasia* podrían representar remanentes de pinnas o pínnulas completamente reducidas. La estructura peltada de *Peltaspermum* no se asemeja a ninguna paleozoica y, de haber derivado de alguna de ellas, representa una etapa morfológica mucho más avanzada. *Umkomasia* en cambio, se asemeja algo más a estructuras paleozoicas, porque lleva cúpulas verdaderas que encierran óvulos, los que evidentemente tienen un aparato de captación de polen que sobresale en forma de un tubo micropilar bífido. Estas cúpulas son, sin embargo, recurvadas (condición que no se conoce en las Pteridospermas paleozoicas). La curvación puede representar una etapa de reducción de la estructura, pues significa un intento de conerescencia con el raquis portador (procesos análogos han sido observados en Ginkgoales y Coniferales). Otra interpretación de ambas fructificaciones postula que el disco peltado de *Peltaspermum* representa un estado morfológico más primitivo que en *Umkomasia*, la cúpula de ésta habiéndose formado a partir del disco peltado, por recogimiento y envoltura del disco alrededor de los óvulos. Creo que es prematuro con el escaso material teorizar al respecto. Indudablemente las fructificaciones femeninas de las Pteridospermas mesozoicas difieren, por lo menos morfológicamente de las paleozoicas; no sabemos si también estructuralmente.

CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LAS PTERIDOSPERMAS

El stock de Pteridospermas paleozoicas, reunidas por ahora en las familias Lyginopteridaceae y Medullosaceae, evidentemente ha sido muy importante dado que hemos reconocido una gran cantidad de órganos que pueden de alguna manera relacionarse entre sí. Las pteridospermas mesozoicas ofrecen ciertos aspectos que permiten vincularlas con sus probables ancestros paleozoicos. Las Crystospermaceas, permiten una comparación más extensa, dado que se conocen los órganos principales de las mismas.

1) Los troncos de *Rhexoxylon* presentan semejanza con ciertas especies de *Medullosa* (pérmicas), que tienen un crecimiento secunda-

rio en espesor, pero difieren en el gran desarrollo del leño secundario centrípeto y mayor crecimiento del xilema secundario centrífugo, hecho que les permitió alcanzar tallas mayores.

2) Las frondes son similares en cuanto a arquitectura; difieren únicamente en los tipos pinnulares, aunque la venación es siempre abierta. En este aspecto también las Peltaspermáceas presentan semejanza. Los aparatos estomáticos de todas las pteridospermas son del tipo haplocélico.

3) Las estructuras microsporangiadas de las Pteridospermas permiten distinguir dos tipos diferentes. El primero, que presenta sacos polínicos alargados inmersos en una masa parenquimática conjuntiva, es exclusivo a las Medullosáceas. El segundo tipo general, común a las Lyginopteridáceas. Corystospermáceas y Peltaspermáceas, es el que muestra estructuras de un tipo pinnado con sacos polínicos libres en extremidades de ramificaciones. Los granos de polen son sin embargo diferentes en los tres tipos *(Crossotheca, Pteruchus* y *Antevsia)*.

Por lo que se conoce hasta ahora, se puede inferir que las Corystospermáceas han derivado de sus antecesores paleozoicos, pero no directamente de una de las familias conocidas, por cuanto tienen caracteres de semejanza con las dos que están definidas actualmente. Ambas familias paleozoicas, conformaron por lo tanto un stock de caracteres, algunos de los cuales pasaron a integrar las Corystospermáceas y aún las Peltaspermáceas. La notable variación de los diferentes caracteres vegetativos y reproductivos hace pensar que las Pteridospermas, en rigor, conforman un taxón de mayor jerarquía que el que se le asigna hasta ahora.

Orden CAYTONIALES

Este orden es exclusivamente mesozoico. Se conoce en base a compresiones de fructificaciones masculinas y femeninas, como así también, de las hojas. No se conoce el tallo o tronco. Las hojas, que son muy características, tienen una distribución geográfica cosmopolita, mientras que las fructificaciones, se han registrado sólo en muy pocas localidades (Inglaterra y Groenlandia). Hamshaw Thomas y T. Harris han sido los autores que más han contribuido al conocimiento de estas plantas. Las Caytoniales constituyen uno de esos grupos que se conocen no tanto por el material en sí sino por las implicancias interpretativas del mismo. En efecto, en este caso llamó mucho la atención, y

fue debatido durante muchos años, el postulado de H. Thomas que indicaba a estas plantas como antecesoras de las Angiospermas por la característica estructura femenina.

Familia CAYTONIACEAE H. Thomas 1925.

Los diferentes órganos de esta planta reciben distintos nombres genéricos:

Sagenopteris Presl 1838. Hojas pecioladas y palmatipartidas, generalmente en 4 lóbulos o segmentos lineal a oval lanceolados. Cada segmento tiene una vena media conspicua que no llega al ápice y venas laterales que se anastomosan, arqueándose suavemente hacia los márgenes, formando mallas amplias, más largas que anchas. Cutícula epidérmica delicada, con estomas sólo en la superficie inferior; células epidérmicas isodiamétricas (alargadas sobre las venas), de paredes rectas o algo sinuosas. Estomas haplocélicos con células de cierre en el nivel de superficie, algo engrosadas. Triásico Superior - Cretácico Superior. Cosmopolita. (Figs. 132, 133).

Especies argentinas:

1) *Sagenopteris rhoifolia* Presl (=*S. nilssoniana* (Bgt.) Ward). Liásico de Chubut, Santa Cruz, Mendoza (?); Jurásico Medio, Chubut, Neuquén.
2) *S. paucifolia* (Phill.) Ward. Jurásico Medio. Península antártica.

Caytonia H. Thomas 1925. Eje fructífero llevando, en forma bilateral y opuesta, pequeñas ramificaciones que en sus extremos portan cúpulas recurvadas con orificio de salida cercano al punto de inserción. Cúpulas con 6-30 óvulos ortótropos en su interior, dispuestos en dos hileras o irregularmente. Pared de la cúpula, tegumento y nucelo, cutinizados. Jurásico Medio. Inglaterra. (Figs. 134, 135, 136).

Caytonanthus Harris 1937. Raquis con estructura dorsiventral (cutícula epidérmica del lado inferior distinta a la del lado superior), con ramificaciones laterales pinnadamente dispuestas, divididas regular o irregularmente. Los segmentos distales llevan un microsinangio compuesto por generalmente 4 sacos polínicos alargados, péndulos. Los granos de polen son bisacados, pequeños (conocidos en Palinología con el nombre de *Caytonipollenites)*. Jurásico de Eurasia. (Fig. 137).

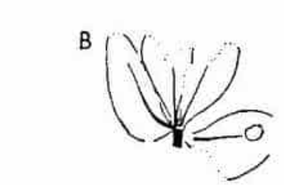
Cuando en 1925 H. Thomas describió estos restos, en conjunto, supuso que las Caytoniales podrían ser verdaderas Angiospermas. Principalmente llamó su atención la forma de la cúpula (que denominó como carpelo), que encerraba varios óvulos. El orificio de la cúpula se homologó a un estigma en el cual se posaban los granos de polen. Si cada cúpula se homologaba a un carpelo, la unión de estos, por deslizamiento en el eje, podría haber dado como resultado una flor pluricarpelada. Al mismo tiempo, llamó la atención el hecho de que las hojas presentaban una venación retinervada, común en muchas Angiospermas.

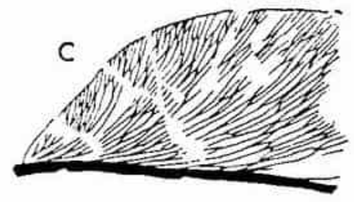
Con el estudio más detallado de las Caytoniales, se encontraron argumentos que se oponían a la primitiva suposición de H. Thomas. Los granos de polen bisacados no se conocen en las Angiospermas. La cutícula de la hoja es más bien de un tipo gimnospérmico. La cúpula no puede homologarse a un carpelo, por cuanto el orificio de salida no retenía los granos de polen y no funcionaba como un estigma. Los granos de polen se hallan dentro de la cúpula y aún dentro del tubo micropilar del nucelo. El aparato masculino semeja a algunos géneros de Pteridospermas (como *Pteruchus*) y tiene sacos polínicos que son más bien de naturaleza sinangial, y no anteras. Por estas características las Caytoniales poseen algunos elementos morfológicamene avanzados (como la cúpula) pero retienen otros caracteres primitivos. Se puede pensar que, si bien hay ciertas características de *angiospermia*, en conjunto, las Caytoniales representan un grado evolutivo avanzado de un grupo en extinción filética (quizás del tronco de las Pteridospermas, grupo con el cual es más fácil identificarlas). Este puede ser un caso análogo al que hemos visto en las Licópsidas con las Lepidocarpales.

LEYENDA DE LAS FIGURAS 132-137

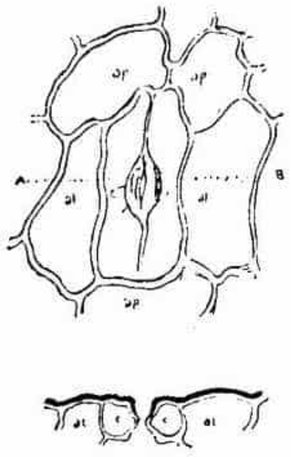
Figs. 132-137. — 132, *Sagenopteris colpodes* Harris. Jurásico, G. Bretaña, reducido 1/2. A : detalle de un lóbulo mostrando la venación ; B : esquema de hoja tetralobada ; C : detalle de venación anastomosada. (De Harris, 1964) ; 133, *Sagenopteris nilssoniana* (Bgt.) Ward. Jurásico de Argentina. A : detalle de un estoma epidérmico ; *b* : corte esquemático del mismo. 400 aumentos. *c* : células de cierre ; *ap* : células anexas polares ; *al* : células anexas laterales. (De Menéndez, 1956) ; 134, *Caytonia nathorstii* (H. Thomas) Harris. Jurásico, G. Bretaña. Restauración de la estructura femenina. (De H. Thomas, 1925) ; 135. Detalle de la cúpula invertida. (De H. Thomas, 1925) ; 136, *Caytonia sewardi* H. Thomas. Jurásico, G. Bretaña. Fruto en corte tangencial (*b*) y radial (*a*), mostrando la disposición de las semillas y la micrópila cutinizada. (De H. Thomas, 1925) ; 137, *Caytonanthus arberi* (H. Thomas) Harris. Jurásico, G. Bretaña. Parte de la estructura masculina con sinangios tetraloculares (B, *ca*. 3 aumentos) y granos de polen bisacados (*a*, *c*, 600 aumentos). (De Harris, 1964).

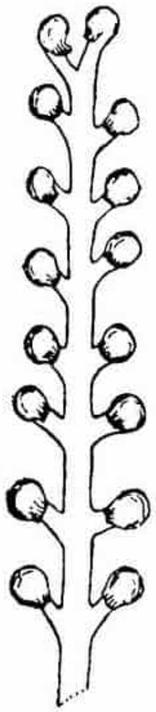
132





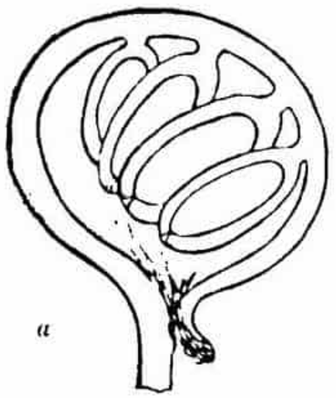
133





134

135



136

137

Por otra parte, no hay que olvidar que ciertas Angiospermas actuales, no son tales, por cuanto si bien presentan carpelos que protegen los óvulos, dejan penetrar granos de polen que se posan directamente sobre los mismos, los que luego emiten los tubos polínicos. Por ello, si bien las Caytoniales no representan Angiospermas jurásicas, como se llegó a pensar en un momento, tienen especial significación al indicarnos cómo pudo originar o desarrollarse el carácter de angiospermia. Es por ello que, muy probablemente, un grupo relacionado con las Caytoniales pudo muy bien ser el o uno de los antecesores verdaderos y directos de las Angiospermas (a este grupo se lo ha de localizar en el hiato que comprende el Jurásico Medio al Cretácico Medio que es cuando aparecen los primeros registros de verdaderas Angiospermas). Se refuerza asimismo una de las interpretaciones teóricas que considera que las Angiospermas derivaron de las Pteridospermas en un sentido lato, principalmente de algunos representantes mesozoicos aún no identificados.

Orden GLOSSOPTERIDALES

Desde los albores de la Paleobotónica se han descripto hojas lanceoladas con una típica venación reticulada, frecuentes en estratos permocarbónicos del Hemisferio Austral. Han recibido los nombres de *Glossopteris* y *Gangamopteris*, según tuvieren o no vena media. Durante más de 100 años no pudo establecerse con certeza la presencia de cuerpos fructíferos en relación con estas hojas, ni tampoco de troncos o tallos que las llevasen. En los sistemas de clasificación, estos géneros fueron atribuidos primero a helechos y luego a las pteridospermas. En los últimos años se pudo conocer el tipo de fructificación que llevaban estas hojas, como así también su estructura epidérmica; por otra parte, se las ha relacionado con unos troncos (o raíces) de talla pequeña, conocidos con el nombre de *Vertebraria*. Tanto los troncos (que presentan un xilema que tiene traquéidas con puntuaciones areoladas) como la epidermis foliar (con gruesa cutícula y estomas haplocélicos), indican sin lugar a dudas que se trata de una Gimnosperma. Las fructificaciones, fueron halladas primero en un yacimiento Pérmico de Transvaal, Africa del Sur, y descriptas en sucesivas contribuciones por E. Plumstead, en base a impresiones. Las fructificaciones eran estructuras pedunculadas, y se insertaban sobre la vena media (como en *Tilia* p. ej.). Aunque sólo se dispone de impresiones. Plumstead interpretó estos cuerpos fructíferos como estructuras bisexuadas. Esta interpretación no es compartida por numerosos paleobotánicos, por cuanto no se dispone de argumentos decisivos (presencia de óvulos o bien de granos de polen). Estas mismas estructuras, fueron posteriormente reconocidas en Australia, India y en Sudamérica, siempre como impresiones.

Vertebraria Royle 1839 (emendado por Schopf, 1965). Plantas gimnospermas, leñosas, de pocos centímetros de diámetro, con lagunas parenquimáticas prominentes entre las cuñas xilemáticas, en la parte central de la raíz principal. Raíz poliarca, con 3-8 (9) lóculos protoxilemáticos (generalmente 5); protoxilema metaxilema y tejido medular efímero, no preservado. Leño secundario cuneiforme, pienoxílico, con rayos leñosos en general uniseriados y zonas de crecimiento inconspicuas. Traquéidas con puntuaciones areoladas dispuestas de a pares o irregularmente en las paredes radiales. Campos de cruzamiento con varias punteaduras simples, circulares a ovaladas. En la parte juvenil del leño, se hallan intersticios o lagunas parenquimáticas ubicadas entre las cuñas xilemáticas iniciales; estas lagunas, en sentido longitudinal se hallan delimitadas por puentes xilemáticos horizontales, que incluyen los rastros de raicillas que se conectan a los lóculos protoxilemáticos. Corteza delgada. Carbónico Superior - Pérmico. Gondwana. (Fig. 139).

Estas estructuras leñosas son actualmente consideradas raíces, y no rizomas o troncos (Schopf 1965), y por lo tanto, no fueron portadoras de hojas. Existe un acuerdo general entre todos los investigadores modernos de que *Vertebraria* y *Glossopteris* pertenecían a la misma planta. Queda en pie la duda sobre cuáles eran entonces los troncos que llevaban las hojas de *Glossopteris*, y que conectaban basalmente a las raíces de *Vertebraria*.

Glossopteris Brongniart 1828. Hojas lanceoladas, grandes, de márgenes enteros, pecioladas, con una conspicua vena media que llega o no hasta el ápice, y venas laterales generalmente anastomosadas, formando un retículo con aréolas de variadas formas. Pérmico. Gondwana, Asia (?). (Lám. XIII, figs. 1, 3, 4; Fig. 140).

Especies argentinas:

1) *Glossopteris ampla* Dana. Pérmico. Santa Cruz.
2) *G. angustifolia* Bgt.. Pérmico. Islas Malvinas. Buenos Aires.
3) *G. argentina* Archangelsky. Pérmico. Santa Cruz.

4) *G. browniana* Bgt., Pérmico, Islas Malvinas, Buenos Aires, Santa Cruz.
5) *G. conspicua* Fst. var. *patagonica*, Pérmico, Santa Cruz.
6) *G. damudica* Fst., Pérmico, Santa Cruz, Islas Malvinas.
7) *G. decipiens* Fst., Pérmico, Islas Malvinas, Buenos Aires.
8) *G. indica*, Schimper, Pérmico, Islas Malvinas, Buenos Aires, Chubut, Santa Cruz.
9) *G. retifera* Fst., Pérmico, Santa Cruz.
10) *G. stipanicicii* Archangelsky, Pérmico, Santa Cruz.
11) *G. stricta* Bunbury, Pérmico, Santa Cruz.

Gangamopteris McCoy 1861. Hojas lanceoladas, grandes, de márgenes enteros, sin vena media. Venas centrales formando un cordón de varios haces anastomosados entre sí, y emitiendo hacia los lados venas de un menor calibre, que se anastomosan y forman retículo con aréolas alargadas. Carbónico Superior - Pérmico. Gondwana, Asia (?). (Lám. XIII, fig. 2, 6; fig. 138).

Especies argentinas:

1) *Gangamopteris angustifolia* McCoy, Pérmico, Santa Cruz.
2) *G. castellanosii* Archangelsky, Pérmico, Santa Cruz.
3) *G. obovata* (Carruthers) D. White (= *G. cyclopteroides* Fst.), Pérmico, San Luis, Islas Malvinas, Buenos Aires, Chubut y Santa Cruz.
4) *G. mosesii* Dolianiti, Pérmico, Santa Cruz.

En años recientes se han efectuado estudios cuticulares de ambos géneros, que no permiten una definición más precisa en base a caracteres epidérmicos. Los estomas pueden ser, en ambos géneros, haplocélicos, mono a dicíclicos, con células de cierre hundidas o no, presentes en una o ambas epidermis. Las células epidérmicas tienen membranas rectas o sinuosas. Puede haber papilas o no. El conjunto de caracteres es variable y se halla tanto en *Glossopteris* como en *Gangamopteris*.

Palaeovittaria Feistmantel 1876. Hojas alargadas, espatuladas, con ancho máximo en la parte distal. Vena media ausente o poco visible en la base de la hoja. Venas secundarias saliendo con ángulo agudo de la base, dicotomizándose y dirigiéndose rectas, o muy poco curvadas, hacia los márgenes. Anastomosis raramente visibles. Cutícula delicada. Estomas haplocélicos monocíclicos, presentes en una o ambas epidermis, orientados longitudinalmente. Carbónico Superior - Pérmico Inferior. Gondwana.

En Argentina se conoce una especie en el Pérmico Inferior de Santa Cruz: *P. kurzi* Fst.

Un capítulo nuevo se ha abierto con el hallazgo de fructificaciones en conexión orgánica a las hojas de *Glossopteris* y *Gangamopteris*. (Lám. XIII, fig. 5; Figs. 141, 142). En rigor estas fructificaciones ya eran conocidas en parte, pero nunca se sospechó su pertenencia a las hojas. La autora que más ha trabajado en el tema, E. Plumstead, lo ha hecho en base a impresiones y compresiones sudafricanas de Transvaal. Las fructificaciones tienen un eje o pedúnculo de variada longitud (o pueden ser sésiles), en cuyo extremo se encuentran dos valvas (también llamadas cúpulas) circulares u ovaladas, algunas con marcadas proyecciones marginales, presumiblemente membranosas. Las valvas presentan pequeñas marcas o protuberancias circulares que pueden corresponder a óvulos o sacos polínicos. Según la forma de estas fructificaciones, Plumstead instituyó varios géneros, entre los que citaremos *Scutum*, *Lanceolatus*, *Cistella* (*Ottokaria* que corresponde a las hojas de *Gangamopteris* ya era conocida anteriormente). No existe acuerdo sobre la interpretación de estas fructificaciones. Plumstead sostiene que las dos valvas o cúpulas representan dos mitades de una flor hermafrodita; una mitad sería femenina y la otra masculina. No existen evidencias de cutículas o granos de polen que pueden ser seriamente consideradas hasta el presente. Otros autores, sostienen en cambio que estas valvas o cúpulas tienen una estructura quizás estrobilar, o aún que se trata de esporofilos pero no bisexuados.

En Argentina se han citado impresiones de algunas fructificaciones en el Pérmico de Buenos Aires (*Lanceolatus bonariensis* Menéndez y *Ottokaria* cf. *bengalensis* Zeiller) y en Santa Cruz (Fructificaciones de Glossopterídeas A y B, Archangelsky y Bonetti).

La naturaleza de las hojas, raíces y fructificaciones, evidentemente no tiene concordancia con ninguno de los grupos de plantas hasta ahora conocidos. Por una parte, debido a que las hojas son retinervadas y las fructificaciones hermafroditas (según Plumstead), se ha postulado que estas plantas son las antecesoras de las Angiospermas. Sin embargo, hay un hiato estratigráfico que llenar con formas que tendrían que ser intermedias: Triásico a Cretácico Inferior. Por otra parte, la epidermis de las hojas, los restos de traquéidas de las raíces, la natu-

raleza quizás estrobilar o esporofílica de las fructificaciones (según otros autores) hacen pensar que las Glossopteridales son en realidad plantas gimnospermas, y que por su particularidad morfológica y estructural, alcanzada en una época remota, representa por ahora un orden que no encuentra símiles entre sus coetáneos o inmediatamente posteriores. Provisoriamente, se justifica pues su inclusión dentro de la clase Cycadopsida con categoría de orden, hasta que con más material podamos comprender la verdadera estructura de las fructificaciones.

Orden CYCADALES

Actualmente viven en climas templados a cálidos y están representadas por 9 géneros. Son plantas en general con aspecto de palmeras, que llevan hojas pinnadas y fructificaciones unisexuadas dispuestas apicalmente. Todos los géneros se reúnen en una sola familia, las CYCADACEAE Lindley 1836.

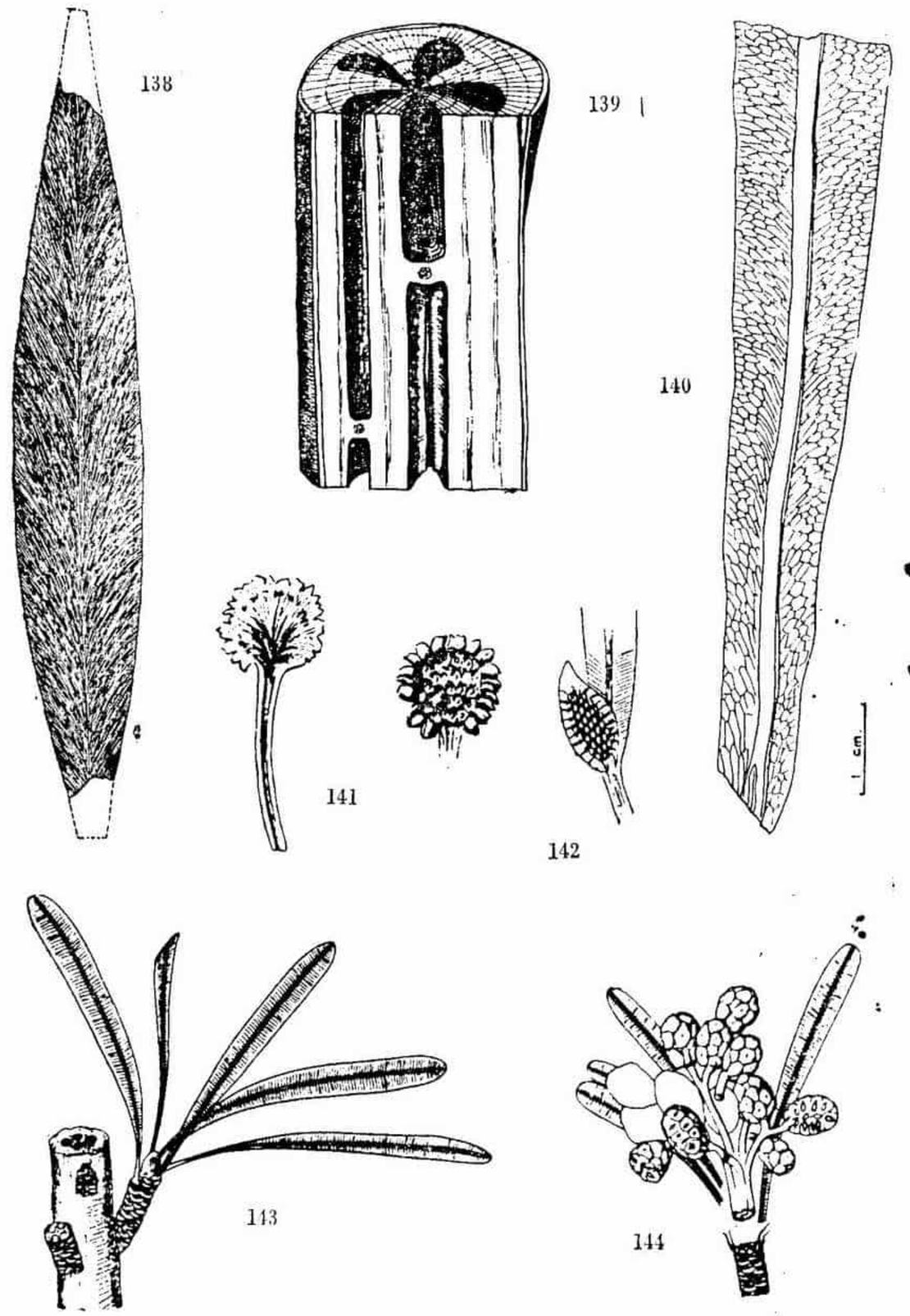
La antigüedad del grupo se remonta al Período Triásico (aunque hay referencias dudosas para el Paleozoico más superior).

Durante el siglo pasado, cuando aún no se había desarrollado el análisis cuticular, se asignaban a este orden numerosos restos de hojas pinnadas, muy similares en su morfología externa a algunos representantes vivientes, como *Cycas*, *Zamia* o *Dioon*. La frecuencia de tales restos en estratos del Mesozoico, especialmente en el Jurásico y Cretácico Inferior, hizo que esta Era fuese llamada "Era de las Cycadales". Sin embargo, a comienzos de nuestro siglo, con el advenimiento del análisis cuticular, se reconoció que todas estas hojas presentaban caracteres epidérmicos muy diferentes a las Cycadales vivientes. Estas diferencias estaban dadas fundamentalmente en el tipo de estoma, que

---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 138-144

Figs. 138-144. — 138, *Gangamopteris angustifolia* Mc Coy. Pérmico, Argentina. Algo reducido. (De Archangelsky, 1958) : 139, Reconstrucción de *Vertebraria*, mostrando xilema y rastros de raicillas. Levemente ampliado. Pérmico de Antártida. (De Schopf. 1965) ; 140, *Glossopteris stipaniciii* Archang. Pérmico, Argentina. (De Archangelsky, 1958) : 141. Fructificación tipo *Ottokaria*. Pérmico del Gondwana (De Plumstead, 1958). Reducido ; 142, Fructificación de tipo *Hirsutum* sobre una hoja de *Glossopteris*. Pérmico de Africa. Reducido. (De Plumstead 1958) ; 143, *Pentoxylon sahnii* Srivast. Jurásico, India. Reconstrucción diagramática del tallo llevando hojas. Algo reducido. (De Sahni, 1948) : 144. Fructificaciones de *Cornoconites sobre Pentoxylon*. Jurásico, India. Algo reducido. (De Sahni, 1948).



era sindetocélico en las formas fósiles, mientras que es haplocélico en los representantes actuales. Asimismo en los representantes fósiles, las membranas de las células epidérmicas eran casi siempre sinuosas, mientras que son rectas en las Cycadales vivientes. El ulterior hallazgo de petrificaciones de troncos y estructuras fértiles, permitió ahondar aún más las diferencias entre esas formas fósiles y las vivientes. De tal manera, se estableció un nuevo orden, las Bennettitales, y prácticamente todos los restos referidos previamente a las Cycadales fueron incorporados a aquéllas.

Las características de las Cycadales vivientes son las que se enumeran seguidamente:

1) Troncos desde reducidos (casi subterráneos como en *Stangeria*) hasta columnares, de más de 15 metros de altura (como en *Dioon* o *Macrozamia)*. Superficie cubierta por bases foliares que constituyen una sólida armazón externa. Hojas dispuestas apicalmente formando una corona, en cuyo centro se ubican los órganos reproductores. En troncos muy reducidos, las hojas salen prácticamente del suelo, semejando helechos. Anatómicamente los troncos presentan una amplia médula, corteza y un delgado cilindro vascular, con traquéidas del xilema secundario en general con puntuaciones areoladas (a veces escalariformes, como en *Stangeria* o algunas especies de *Zamia*). Los rastros foliares son dobles. Se dividen y se separan recorriendo un semicírculo (180°) en la corteza antes de introducirse en las bases foliares.

2) Hojas pinnadas (en *Bowenia* bipinnadas), de hasta 3 metros de largo. Membranas celulares de la epidermis rectas, y estomas típicamente haplocélicos. Hay dos tipos de células epidérmicas, uno con membranas delgadas y otro con membranas engrosadas, los que pueden presentarse en la misma hoja.

3) Fructificaciones de tipo estrobilar, con un eje central llevando esporofilos en inserción espiralada o en verticilo, ubicadas en los ápices de los troncos. Estróbilos masculinos con microsporofilos en forma de escudo o de escamas, alargados, llevando en el envés soros compuestos por 2-5 microsporangios (sacos polínicos). Polen monocolpado, de exina lisa. Anterozoides móviles. Estróbilos femeninos compactos (salvo en *Cycas*) y de variados tamaños (hasta 70 cm). En *Cycas*, los megasporofilos son pinnados, muy similares a las hojas vegetativas, pero reducidos, sin clorofila, y llevando bilateralmente, en la parte basal, óvulos en número variable. Los óvulos son robustos con el nucelo soldado al tegumento.

Por cierto tiempo se pensó que no habían verdaderas Cycadales en el Mesozoico, pero Florin, en 1933, halló en estratos réticos de Suecia, en íntima asociación, megasporofilos y hojas que presentaban similitud epidérmica y por lo tanto, fueron referidos a la misma planta. Los megasporofilos, *Palaeocycas integer* (Nathorst) Florin (fig. 145), eran bastante similares a los de *Cycas*, a excepción de la expansión laminar distal que no era pinnada; pero los óvulos se insertaban bilateralmente. Las hojas, conocidas como *Bjuvia simplex* Florin, eran de un tipo teniopteridco. Con estos elementos, Florin presentó una reconstrucción del vegetal (fig. 145).

Un autor que ha trabajado mucho sobre Cycadales mesozoicas, T. Harris, concluye (1961) que sólo podemos considerar como verdaderos representantes del orden aquellos restos que presentan caracteres del grupo en por lo menos dos órganos distintos de la misma planta, hallados en asociación o conexión. Harris llegó a reconstruir otra Cycadal en base a órganos hallados repetidamente en asociación: hojas, conos femeninos, semillas y los conos masculinos.

Nilssonia Brongniart 1825. Hojas lanceoladas o elípticas, enteras o segmentadas, de márgenes enteros o dentados. Lámina adherida en la parte superior del raquis, cubriéndolo totalmente. Venas dispuestas normalmente o con ángulo agudo, paralelas, a veces dicotomizadas en la base. Células epidérmicas poligonales, casi isodiamétricas, alargadas sobre las venas. Estomas haplocélicos; en general irregularmente distribuidos y orientados. Células anexas (5-6) fuertemente cutinizadas, con papilas. Triásico Inferior-Cretácico Superior. Cosmopolita. (Figura 148).

Especies argentinas:

1) *Nilssonia clarkii* Berry, Cretácico Inferior. Santa Cruz.

2) *N. princeps* (Oldham y Morris) Seward, Triásico, Mendoza.

3) *N. taeniopteroides* Halle, Jurásico, Península antártica.

4) *N.* sp., Cretácico Superior, Chubut.

Androstrobus Schimper 1870. Estróbilos masculinos de hasta 5 cm largo. Microsporofilos con estomas haplocélicos, espiraladamente dispuestos sobre el eje, terminados distalmente con un ensanchamiento rómbico o cuadrado. Microsporangios (sa-

cos polínicos) densamente dispuestos en el envés de los esporofilos, subcirculares o alargados, llevando granos de polen elipsoidales y monocolpados. Jurásico de Europa. (Fig. 147, 149, C, D, E).

Beania Carruthers 1869. Estróbilos femeninos laxos, hasta 10 cm de largo. Megasporofilos simples, normales al eje central, distalmente peltados y llevando en el envés de esa expansión dos óvulos. Semillas ovales, con nucelo cubierto por tegumentos biestratificados; estrato interno esclerenquimático y externo parenquimático, incluyendo nódulos de resina. Jurásico de Europa, Groenlandia. (Figs. 147, 149 A-B).

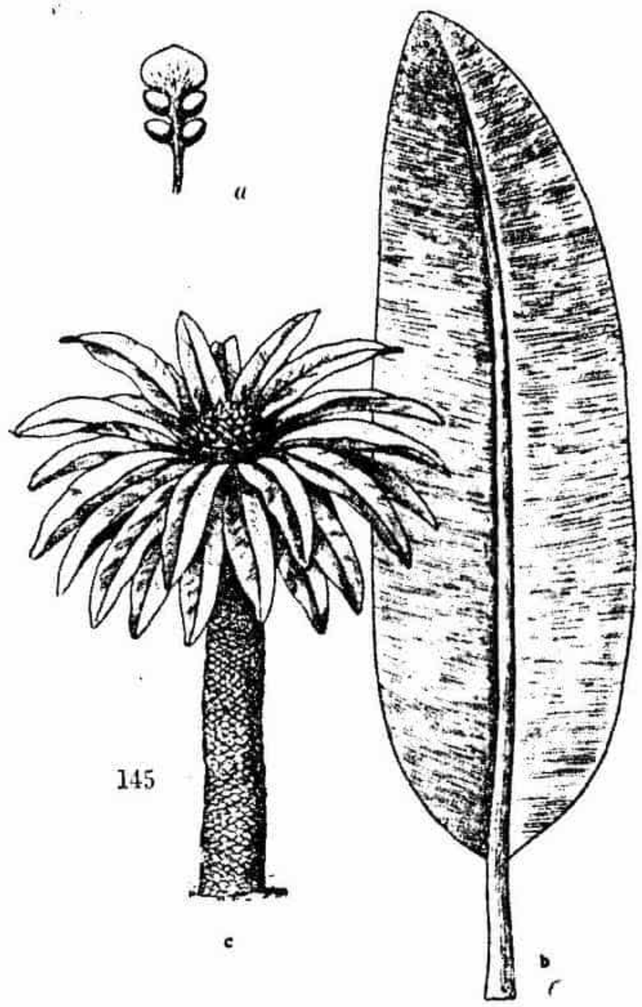
Harris (1961) ha reconstruido hipotéticamente dos plantas (fig. 147), una llevando estróbilos masculinos y otra con estróbilos femeninos; ambas llevando hojas de *Nilssonia*.

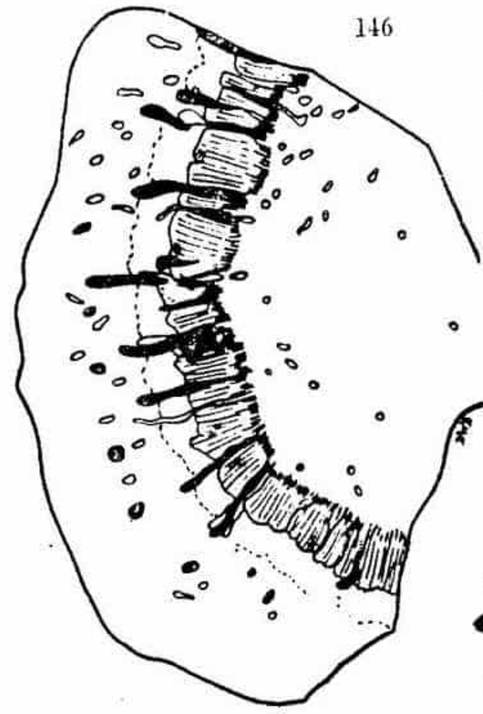
Una especie de *Androstrobus* fue hallada en asociación con frondes pinnadas con cutícula conocida. Estas frondes posiblemente representen Cycadales:

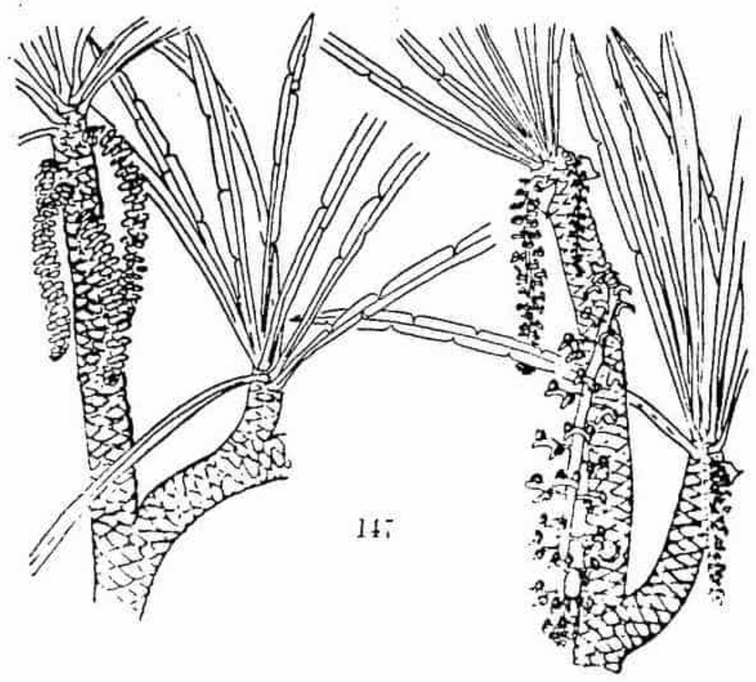
Pseudoctenis Seward 1911. Hojas pinnadas, oval u oval-lanceoladas. Raquis recto, en su parte superior con una cresta, a cuyos lados se insertan las láminas de los segmentos. Segmentos lineales o lanceolados, con la base ensanchada, asimétricos. Venas robustas, ralas, dicotomizadas en la base y subparalelas. Células epidérmicas del lado superior, poligonales y alargadas sobre las venas, de paredes rectas o a veces algo sinuosas, sin estomas ni tricomas. Epidermis inferior con estomas haplocélicos entre las venas, orientados perpendicularmente a las venas, con 4-8 células anexas. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 150).

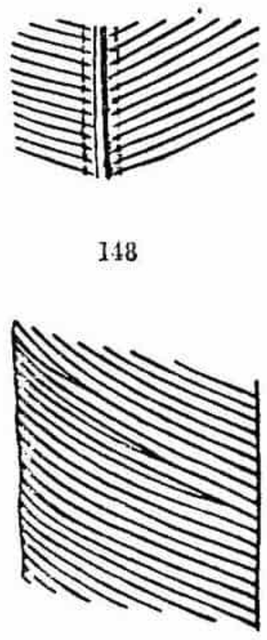
LEYENDA DE LAS FIGURAS 145-148

Figs. 145-148. — 145, *Palaeocycas integer* (Nathorst) Florin. Rético. Suecia. *a*: megasporofilo (reducido a *ca.* 1/10; *b*: hojas (*Bjuvia simplex*) (reducido a *ca.* 1/10); *c*: reconstrucción idealizada de la planta (reducido a *ca.* 1/52). (De Florin, 1933); 146. *Michelilloa wallonii* Archang. et Brett. Triásico, Argentina. Sección transversal de tronco (tamaño natural). Rastros foliares en negro y conductos en blanco; punteado, límite de floema. (De Archangelsky y Brett, 1961); 147, Izquierda. *Nilssonia tenuinervis* y *Androstrobus wonacotti*. Jurásico de G. Bretaña. Derecha, la misma planta llevando conos de *Beania mamayi*. Reconstrucción tentativa, con el tallo imaginario. (De Harris, 1961); 148. *Nilssonia taeniopteroides* Halle. Jurásico, Argentina. (Algo reducido). Detalle de hoja y venación en dos vistas. (De Halle, 1913).









Especies argentinas:

1) *Pseudoctenis ensiformis* Halle, Jurásico, Península antártica.
2) *P.* cf. *meddlicottiana* (Oldham y Morris) Halle, Jurásico, Península antártica.

No se conocían petrificaciones de Cycadales hasta hace muy poco. En el Triásico de Ischigualasto, San Juan, se ha descripto una petrificación de un pequeño tronco y que por sus características anatómicas fue referido a este orden:

Michelilloa Archangelsky et Brett, 1963. Tronco fósil con amplia médula que contiene canales. Cilindro vascular dividido por intersticios foliares en numerosos sectores. Grupos de traquéidas en el borde medular separadas del cilindro por amplias células parenquimáticas. Traquéidas del cilindro vascular con puntuaciones alternas y multiseriadas. Rayos parenquimáticos angostos, ensanchándose hacia la médula. Intersticios foliares fusiformes en sección tangencial. Rastro foliar ubicado en la parte inferior del intersticio, llevando por encima un canal acompañante. Traquéidas del rastro foliar y de las conexiones con el cilindro xilemático, en general escalariformes. Rastro foliar y canal acompañante curvándose hacia arriba y afuera de la corteza; el rastro aparece allí como colateral, con el xilema hacia adentro. Indumento constituido por pelos largos y filamentosos. La única especie es *Michelilloa waltonii* Archangelsky y Brett. (Fig. 146).

GENEROS DE POSICION SISTEMATICA INCIERTA, POSIBLEMENTE AFINES A LAS CYCADALES

Numerosos géneros de hojas enteras o pinnadas que no encuentran ubicación sistemática precisa, pero que por sus características pueden ser incluidos dentro de la clase Cycadopsida, han sido descriptos para estratos mesozoicos. Algunos de estos géneros parecen vincularse a las Pteridospermas y ya fueron tratados. Otros, en cambio, presentan rasgos que permiten sospechar su pertenencia al orden Cycadales. Entre éstos, sólo los que tienen caracteres epidérmicos reconocidos pueden ser considerados con seriedad.

Ctenis Lindley et Hutton 1834. Hojas segmentadas o pinnadas, con un raquis central robusto. Los segmentos (o pínnulas) se insertan perpendicularmente o con ángulo agudo, y son ya sea ensanchados o angostados en la base de inserción; tienen forma alargada, ovalada o lanceolada (a lineal) y un ápice agudo suavemente redondeado. Venas casi paralelas o algo arqueadas hacia los márgenes, anastomosándose y formando aréolas alargadas. Células epidérmicas de membranas rectas. Estomas haplocélicos, sólo presentes en la parte inferior, irregularmente orientados. Pérmico Superior (?) - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 151).

Especies argentinas:

1) *Ctenis patagonica* Cazaubon. Jurásico, Chubut.
2) *C. takamiana* Oishi y Huzioka. Triásico de Mendoza.

Doratophyllum Harris 1932. Hojas alargadas, lanceoladas, de limbo entero, insertado en la parte superior del raquis. Venas simples y dicótomas. Células epidérmicas poligonales, con membranas rectas; estomas haplocélicos ubicados en la cara inferior, regular o irregularmente orientados. Rético - Cretácico Inferior. Eurasia y Groenlandia.

Ticoa Archangelsky 1963. Frondes grandes, hasta tripinnadas, con un robusto raquis principal. Pinnas de primer y segundo órdenes insertadas lateralmente con ángulo agudo. Pínnulas de un tipo pecopteríideo, algo decurrentes, en general concrescentes por la base, a veces sobrepuestas. Una vena penetra en cada pínnula, y en las mayores emite venas secundarias que se bifurcan una vez con ángulo agudo. Cutícula variable en grosor hasta 8 μ, la superior más gruesa que la inferior. Estomas raros o ausentes en la cutícula superior. Células alargadas en toda la cutícula superior; la cutícula inferior con células alargadas en los márgenes y sobre las venas, menos alargadas entre las venas, y casi isodiamétricas alrededor de los estomas. Membranas celulares enteras, y superficie celular normalmente chata. Células sobre los ráquises marcadamente alargadas. Tricomas y papilas pueden presentarse. Estomas casi todos en la cutícula inferior, evitando márgenes y venas; concentración estomática de 9-30 por milímetro cuadrado. Células de cierre grandes, orientadas con el eje longitudinal paralelo a las venas, hundidas en una cavidad amplia, oval o redondeada, formada por células subsidiarias y uno o más ciclos de células anexas. Boca de cavidad epistomática formada por 8-14 células anexas externas. Cretácico Inferior. Argentina. (Lám. XIV, figs. 5, 6; figs. 155, 156).

Especies argentinas:

1) *Ticoa harrisii* Archangelsky. Cretácico Inferior, Santa Cruz.
2) *T. magnipinnulata* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
3) *T. lamellata* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

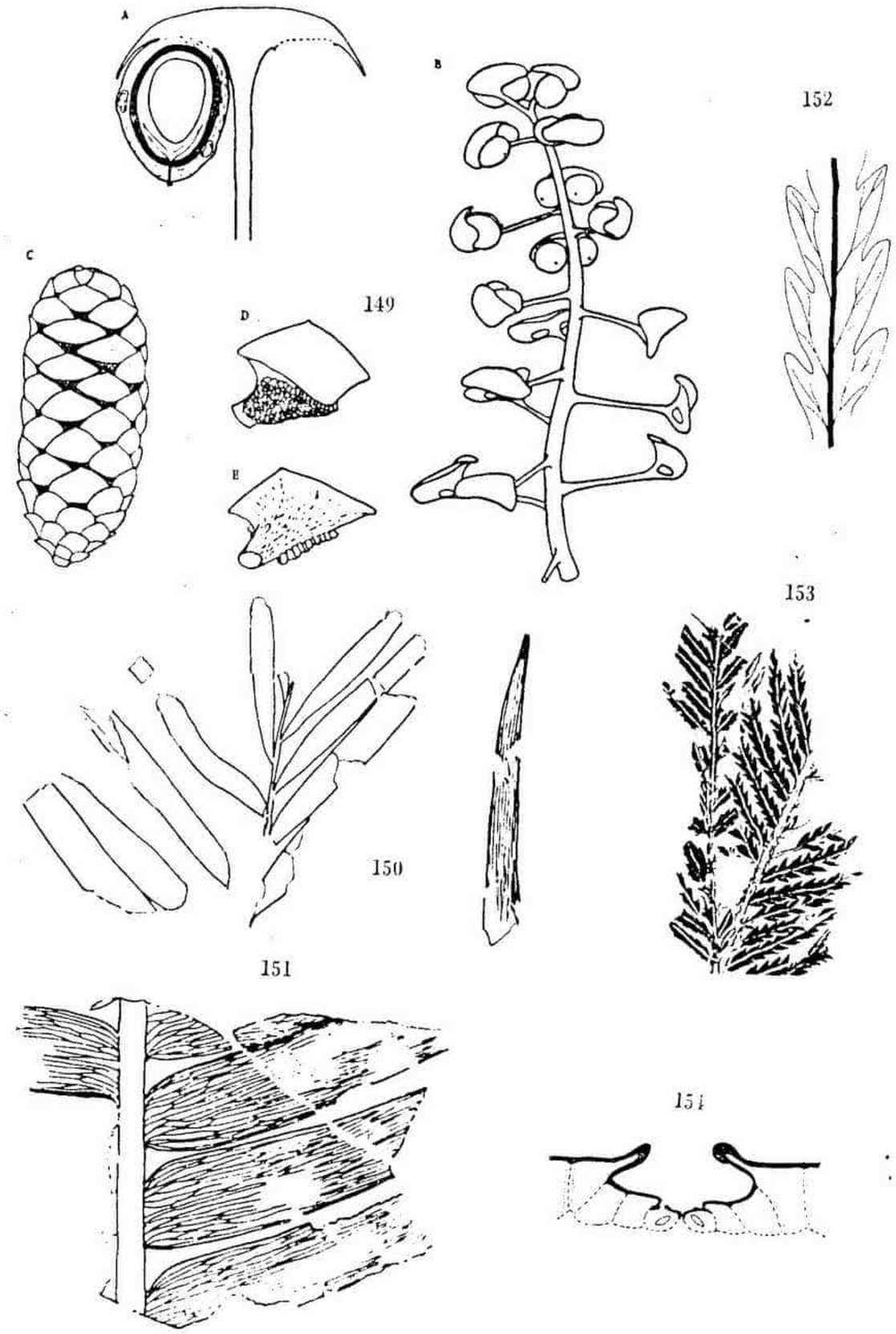
Ruflorinia Archangelsky 1963. Fronde por lo menos tripinnada. Raquis de segmento liso o acanalado. Pinnas alternas a subopuestas, lineal-lanceoladas, imparipinnadas. Pínnulas, alternas a subopuestas confluentes en la base, de márgenes enteros, insertadas con ángulo agudo, con una vena media decurrente y pocas venas laterales simples. Ambas cutículas del mismo grosor; cutícula superior sin estomas. Estomas haplocélicos, mono a policíclicos, formando cortas hileras o densamente agrupados en algunos sectores intervenosos, con el eje mayor orientado longitudinalmene en el sentido de las pínnulas. Aparato estomático con células anexas del ciclo externo presentando fuertes papilas obturantes; células de cierre al mismo nivel de la superficie, o algo hundidas, con engrosamiento circular u ovalado alrededor de la boca estomática. Cretácico Inferior. Argentina. (Lám. XIV, figs. 1, 2, 3; Figs. 152, 153, 154).

Especies argentinas:

1) *Ruflorinia sierra* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
2) *R. pilifera* Archangelsky, Cretácico Inferior. Santa Cruz.
3) *Sphenopteris (Ruflorinia ?) thoriana* Archangelsky, Cretácico Inferior. Santa Cruz.

LEYENDA DE LAS FIGURAS 149-154

Figs. 119-151. — 149. A: *Beania gracilis* Carruthers. Corte longitudinal de esporofilo; a la izquierda, semilla con tegumento y 2 cuerpos resinosos, capa pétrea, y adentro, el nucelo y el megasporo. Casi tamaño natural. B: reconstrucción del cono (los esporofilos basales han perdido la semilla). *ca.* 3/4 aumentos; C: *Androstrobus manis* Harris, reconstrucción de cono masculino (*ca.* 0.5) aumentos): D-E: detalle de los microesporofilos, llevando sacos polínicos. *ca.* tamaño natural. Todos del Jurásico de G. Bretaña. (De Harris, 1941): 150, *Pseudoctenis oleosa* Harris Jurásico, G. Bretaña. Sector apical de hoja pinnada y detalle de venación. *ca.* 0.5 aumento. (De Harris, 1964); 151. *Ctenis kanehirai* Yokoyama. Jurásico, G. Bretaña Algo reducido. (De Harris, 1964): 152, 153 y 154, *Ruflorinia sierra* Archang. Cretácico, Argentina. Detalle de pinna, aspecto general de la fronde (algo reducido esta) y detalle de estoma policíclico (*ca.* 300 aumentos). (De Archangelsky, 1963).



Mesodescolea Archangelsky 1963. Fronde (u hoja) bipinnada, oblonga, con raquis principal delicado. Pinnas opuestas, decurrentes, lanceoladas, con base angostada, terminando con una pínnula aguda. Pínnulas subopuestas o alternas, insertadas con ángulo agudo, de base ancha y ápice agudo, de márgenes enteros; margen inferior marcadamente decurrente y conectado con el margen superior de la pínnula infraestante. Una vena media penetra en la pínnula. Venación secundaria anastomosada. Cutícula superior sin estomas, con células poligonales, cuadradas o rectangulares. Membranas anticlinales generalmente perforadas; superficie celular con crestas sin orientación preferida. Cutícula inferior con estomas que evitan los sectores de las venas; células en los sectores de las venas alargadas con conspicuas crestas longitudinales. Células en la lámina de forma irregular, generalmente de contornos redondeados, y con las membranas anticlinales generalmente perforadas; superficie celular con crestas irregulares. Bases de tricomas visibles, presentando en disposición radiada numerosas crestas cutinizadas que atraviesan varias células en su extensión. Estomas típicamente monocíclicos, ovales o redondeados, sin orientación definida. Células de cierre poco o nada hundidas; células subsidiarias no especializadas, 5-8, en general con crestas o engrosamientos que pueden ser normales o paralelos al eje mayor del estoma. Células de cierre con un constante engrosamiento circular a ovalado que envuelve la boca estomática, interrumpido en los sectores polares. Contacto de la célula de cierre y células subsidiarias cubierto generalmente por una cresta cutinizada fuerte. Cretácico Inferior. Argentina. (Lám. XIV, fig. 4; Figs. 160, 161).

La única especie conocida, procede de Santa Cruz: *Mesodescolea plicata* Archangelsky.

Esta curiosa especie, posee semejanza en alguno de sus caracteres epidérmicos con el género viviente *Stangeria*.

Almargemia Florin 1933. Hojas pinnadas con raquis delicado. Pinnas subopuestas insertadas con ángulo agudo, oblongas, con ápice dentado; márgenes laterales dentados hacia los ápices. Venas uniformes, varias por pínnula, paralelas a los márgenes y convergentes en el base. Ambas cutículas del mismo grosor y con células epidérmicas similares; las células epidérmicas son de dos tipos: 1) numerosas, con membranas celulares delicadas y 2) más raras, con membranas celulares gruesas, en general menos largas. Las células de este tipo suelen formar hileras longitudinales. Células sobre los ráquises marcadamente alargadas, presentando ambos tipos de células, y con ocasionales papilas. Estomas presentes sólo en la epidermis inferior, orientados longitudinalmente, a veces algo oblicuamente, ubicados en las mismas hileras con las células de membranas engrosadas, típicamente monocíclicos a imperfectamente dicíclicos. Células subsidiarias en número de 4-6. Células anexas polares a veces diferenciadas; células subsidiarias laterales a veces cubriendo en parte las células de cierre. Estomas a veces con células subsidiarias de dos estomas vecinos en contacto. Células de cierre con sus polos en la superficie y abertura algo hundida. Polos, membrana dorsal y ventral fuertemente cutinizadas. Cretácico Inferior. Europa, Argentina. (Figs. 157, 158, 159).

Se conocen sólo dos especies, una de Portugal y la otra de Santa Cruz, *A. incrassata* Archangelsky.

Sueria Menéndez 1965. Hoja teniopterídea, con venas laterales furcadas, anfistomática. Células epidérmicas de membranas sinuosas. Estomas haplocélicos, con células de cierre muy hundidas, circundadas por 5-6 células anexas. Abundantes células base de tricomas, preferentemente sobre las venas. Cretácico Inferior. Argentina. (Fig. 162).

Se conoce una sola especie, *S. rectinervis* de la provincia de Santa Cruz.

En estratos más modernos, se han descripto especies que fueron combinadas a géneros vivientes. En Argentina, para el Terciario de Río Negro se han citado *Zamia australis* Berry y *Z. tertiaria* Engelhardt.

Orden BENNETTITALES

Este orden de Gimnospermas existió a partir del Pérmico hasta el Cretácico Superior. Su acmé se produjo en el Período Jurásico. Eran pequeños árboles que llevaban coronas de hojas pinnadas o enteras, semejantes a las hojas de las Cycadales vivientes, pero con una estructura epidérmica distinta por la presencia de estomas sindetocélicos. Los aparatos fértiles eran de naturaleza estrobilar, y podían ser uni o bisexuados.

La sistemática de las Bennettitales está aún poco desarrollada; suelen reconocerse dos familias, pero existen numerosos géneros que aún no han encontrado su ubicación en las mismas.

Familia WILLIAMSONIACEAE Carruthers 1870.

Troncos cilíndricos, altos, a veces ramificados, con estróbilos uni o

bisexuados, sésiles o pedunculados. Se conocen desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Inferior.

Williamsonia Carruthers 1870. Tronco de hasta 2 m de alto y 5-7 cm de ancho, con ocasionales ramificaciones laterales, cubiertos por bases foliares rómbicas. Apicalmente, los troncos y las ramas llevan coronas de hojas pinnadas del tipo *Otozamites, Zamites* y *Ptilophyllum*. Los estróbilos se ubicaban entre las hojas, tenían pedúnculos y eran posiblemente bisexuados, pero debido a una protandria precoz, suelen aparecer como unisexuados. Los microstróbilos están compuestos por verticilos de microsporofilos fusionados en la base, los que llevaban adaxialmente dos hileras de microsinangios. Los microsporofilos podían tener el limbo muy reducido. Microsinangios ovales o alargados, hundidos o no, conteniendo granos de polen ovalados y monocolpados. Megastróbilos globosos o alargados, cubiertos espiraladamente por segmentos foliares compactos. En el centro, sobre un eje cónico o achatado se disponían los óvulos que se intercalaban entre escamas interseminales. Ovulos pedicelados, cubiertos por un tegumento cutinizado que se proyectaba distalmente formando una micrópila. Escamas interseminales expandidas distalmente, formando una especie de escudo, con orificios por los cuales salían las micrópilas. Embriones con dos cotiledones. Semillas alargadas. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Figs. 163, 164).

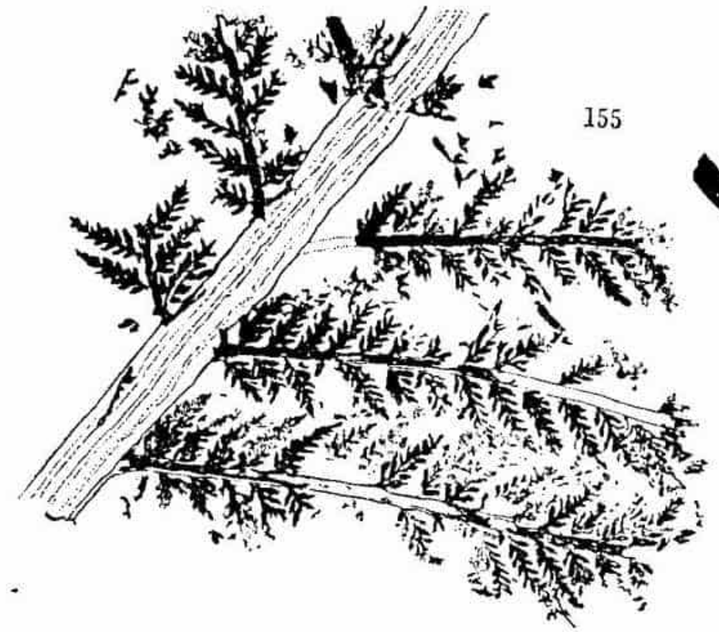
Los estróbilos eran muy polimorfos. En Argentina, se han descripto impresiones y compresiones de estróbilos.

Especies argentinas:

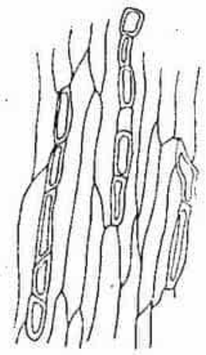
1) *Williamsonia bulbiformis* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

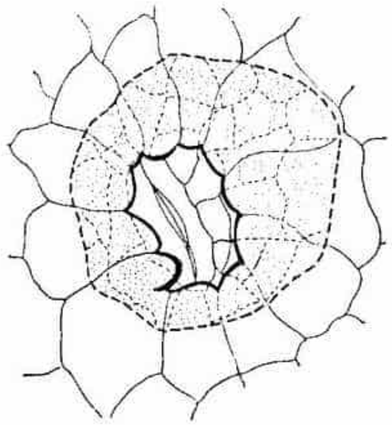
LEYENDA DE LAS FIGURAS 155-162

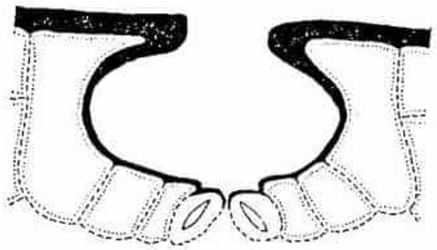
Figs. 155-162. — 155, *Ticoa harrisii* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto general de la fronde (algo reducido) y detalle de una pinna. (De Archangelsky, 1963); 156, *Ticoa magnipinnulata* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Detalle de un estoma policíclico y corte esquemático del mismo. 350 aumentos. (De Archangelsky, 1963); 157, 158 y 159, *Almargemia incrassata* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto general de la hoja (algo reducido), detalle de epidermis con dos tipos de células (*ca.* 130 aumentos) y detalle de estoma (*ca.* 260 aumentos), respectivamente. (De Archangelsky, 1966); 160-161, *Mesodescolea plicata* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto general de la hoja (algo reducido) y detalle de un estoma con su corte ideal (*ca.* 350 aumentos), respectivamente. (De Archangelsky, 1963); 162, *Sueria reticinervis* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto de estoma haplocélico. (De Menéndez, 1965).

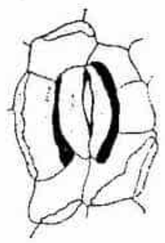

155

157

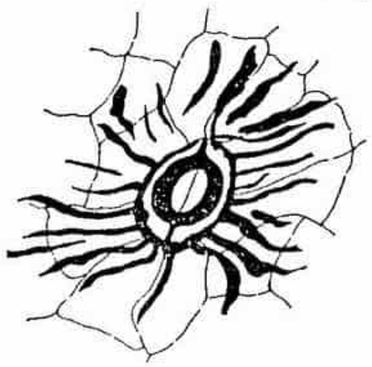

158

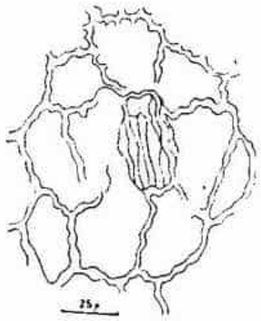

156




159

160


161


162

2) *W.* cf. *gigas* (Lindley y Hutton) Carr., Jurásico Inferior, Santa Cruz.
3) *W. pusilla* Halle, Jurásico, Península antártica.
4) *W. umbonata* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Williamsoniella Hamshaw Thomas 1915. Plantas con delgados tallos divididos en falsas dicotomías, cubiertos espiraladamente por hojas teniopteríneas *(Nilssoniopteris)*. Estróbilos bisexuados, globosos, largamente pedunculados, ubicados en las axilas de las hojas; externamente presentaban anillos de numerosos segmentos (perianto) lanceolados y pilosos, libres hasta la base, caducos, externamente convexos. Hacia adentro se disponían: primero, un verticilo de microsporofilos carnosos, curvados, llevando sinangios en dos series internas; luego, en el centro, sobre un eje alargado, se disponían los óvulos intercalados con brácteas interseminales. El eje del estróbilo solía rematar apicalmente en una corona, sobre la cual se apoyaban los extremos de los microsporofilos antes de expandirse con la madurez. Semillas pequeñas, fusiformes. Jurásico. Eurasia. (Figs. 169 y 170).

Wielandiella Nathorst 1909. Plantas arbustivas, de hasta medio metro de alto, con delicados tallos divididos en falsas dicotomías. En las axilas de las dicotomías se disponían en espiral grupos de hojas pinnadas del tipo *Anomozamites*. Estróbilos unisexuados (?), pequeños, sésiles en las axilas de las dicotomías, rodeados por anillos de brácteas estériles. Microsporofilos fusionados. Polen elíptico y monocolpado. Ovulos dispuestos en un eje apicalmente ensanchado, intercalados con escamas interseminales, las que distalmente se expandían formando una coraza en la que sobresalían las micrópilas. Semillas alargadas. Triásico Superior - Jurásico Superior. Eurasia.

Ciertos autores segregan este género en una familia independiente, las Wielandiellaceae.

Familia CYCADEOIDEACEAE (= *Bennettitaceae*) Buckland 1828.

Cycadeoidea Buckland 1828 (= *Bennettites* Carruthers 1870). Troncos globosos o cilíndricos, no más de 1 m de alto. En el centro presentaban una amplia médula, circundada por un delgado cilindro conductor, interrumpido por radios medulares; traquéidas escalariformes. Corteza parenquimática, incluyendo numerosos rastros foliares y conductos. Rastros foliares en forma de herradura (en sección) de trayecto recto hacia las bases foliares. Dentro del pecíolo, los rastros foliares se disponían

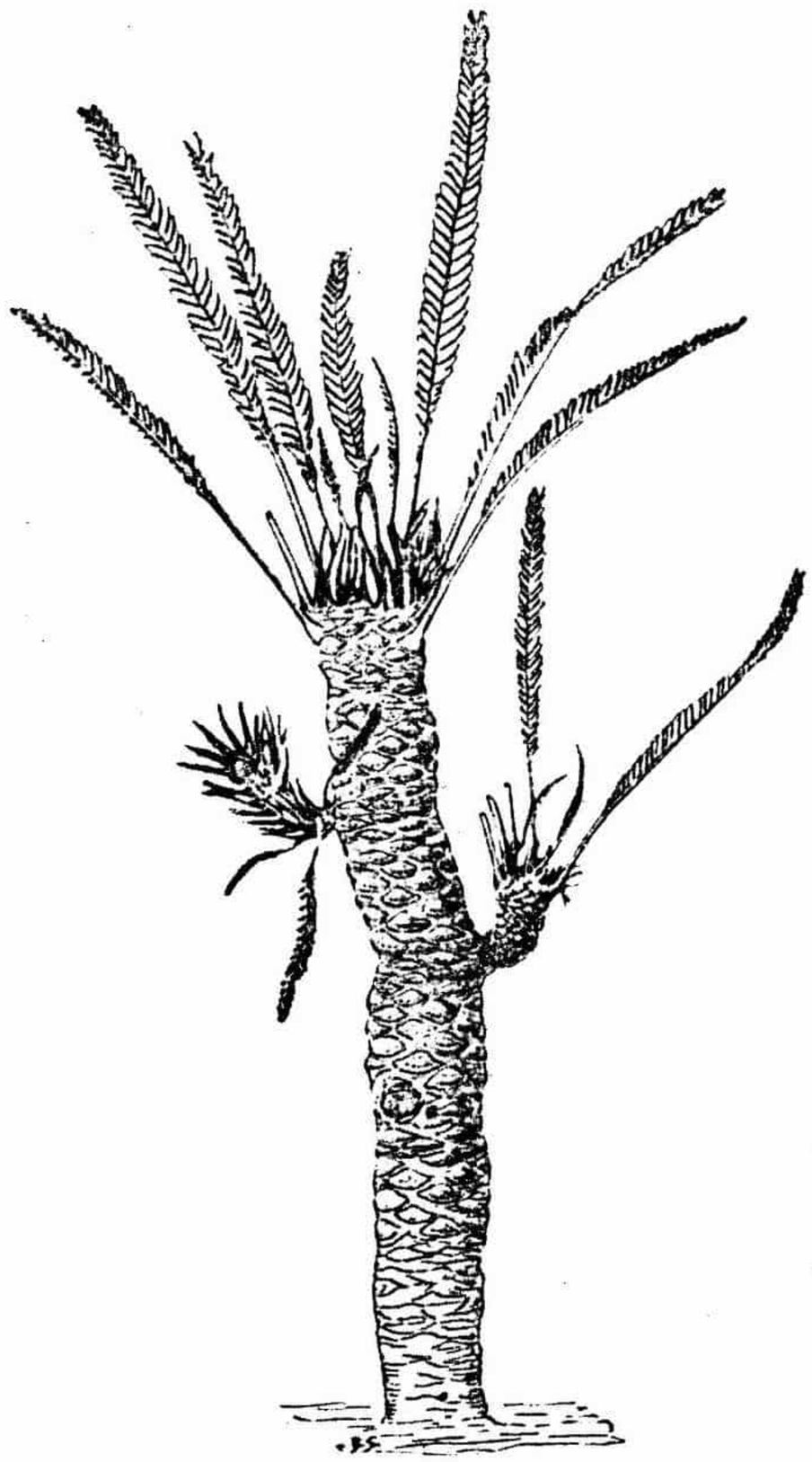
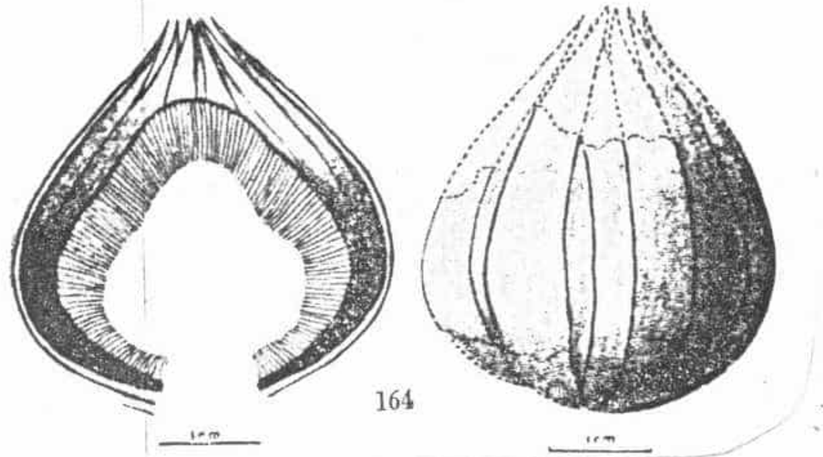


Fig. 163. — *Williamsonia sewardiana* Sahni. Jurásico, India. Reconstrucción ideal de la planta. (De Sahni, 1932)

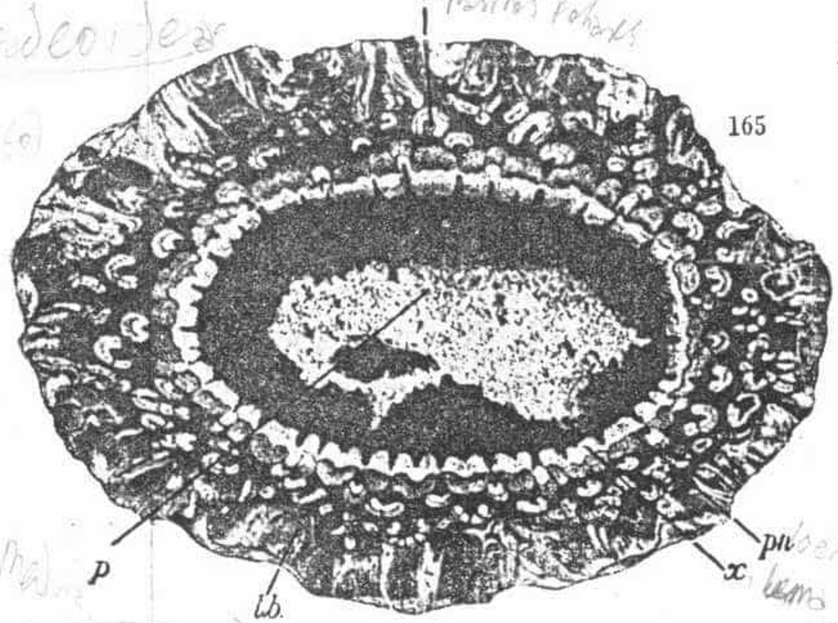
formando un seno en la parte inferior. Externamente, el tronco estaba cubierto por una coraza de bases foliares que llevaban un ramento piloso compacto. No se conocen hojas adultas en conexión orgánica con las petrificaciones de troncos; hojas aún no desarrolladas se asemejan a las de las Cycadales vivientes. Estróbilos biesporangiados u ovulados, protandros, ubicados profundamente entre las numerosas bases foliares (hasta varios centenares por tronco). En la base de los estróbilos se disponían hojas pinnadas reducidas (perianto). Internamente, aparecían primero los microsporofilos fusionados en la base; los microsporofilos presentaban un sector proximal al domo femenino y uno distal, quedando entre ambos un espacio atravesado por "barras" de tejido que conectaban ambos sectores. En estas barras se disponían los microsporangios que eran péndulos. Los microsporangios se agrupaban en estructuras sinangiales que eran cortamente pedunculados, con una capa externa única, formada por células de membranas fuertemente engrosadas; luego, hacia adentro, presentaban células parenquimáticas de membranas delicadas, y finalmente, los sacos polínicos dispuestos marginalmente en todo el sinangio. En el centro del estróbilo, un eje carnoso cónico llevaba marginalmente óvulos sésiles o pedunculados, intercalados con escamas interseminales claviformes, formando, con sus expansiones apicales, una coraza. Micrópilas ubicadas en el intersticio dejado por 3 escamas interseminales. Ovulos con un haz vascular que llegaba hasta la base y un megasporo que presentaba un embrión invertido. Tegumento fusionado casi totalmente con el nucelo. Semillas ovales, pequeñas, con dos cotiledones. Cretácico Inferior. Eurasia y América del Norte. (Fig. 165).

LEYENDA DE LAS FIGURAS 164-168

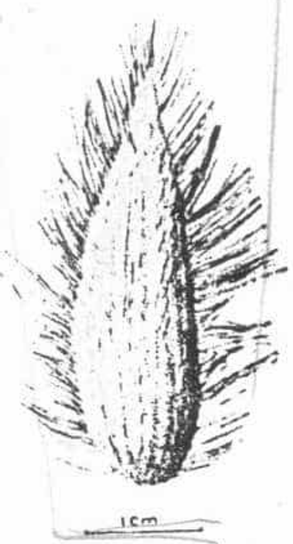
Figs. 164-168. — 164, *Williamsonia bulbiformis* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Dos aspectos de la inflorescencia femenina (De Menéndez, 1966); 165, *Bennettites* (*Cycadeoidea*) *saxbyanus* Carruthers. Jurásico, G. Bretaña. Sección transversal del tronco (muy reducido); p: médula: x: xilema; ph: floema; lt: rastros foliares; lb: bases foliares. (De Scott, 1900); 166, *Monanthesia magnifica* Wieland ex Delevoryas. Cretácico, América del Norte. Secciones tangenciales diagramáticas de los rastros en la corteza y en el pecíolo. A: corteza; B: base del pecíolo; C-D: dos niveles sucesivos dentro del pecíolo. (Adaptado de Delevoryas, 1959); 167, *Cycadolepis lanceolata* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto de bráctea pilosa. (De Menéndez, 1966); 168, *Dictyozamites minusculus* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto de la hoja pinnada (tamaño natural) y detalle de segmento, mostrando venación reticulada (ca. 9 aumentos). (De Menéndez, 1966).



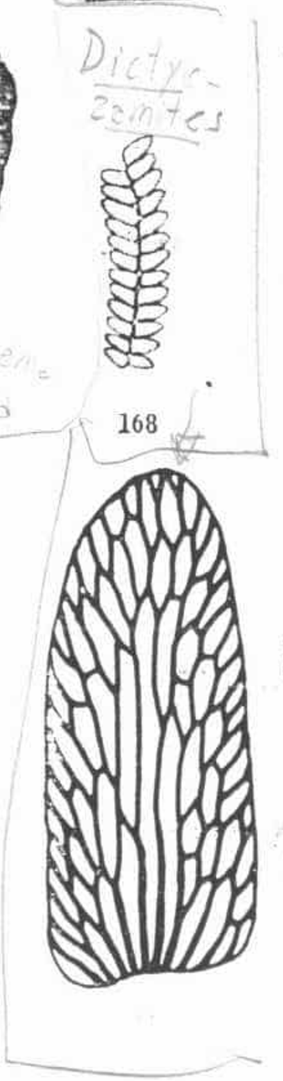
164



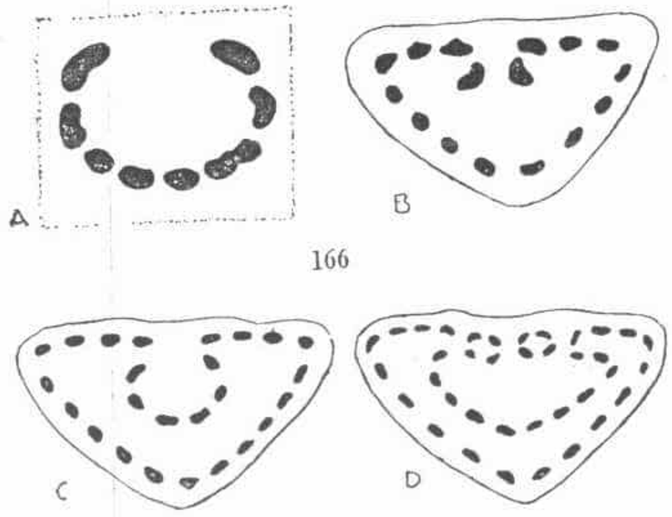
165



167



168



166

OTROS GENEROS DE BENNETTITALES

Anomozamites Schimper 1870. Hojas lineales, oval-alargadas, pecioladas, irregularmente segmentadas, a veces enteras en extensiones considerables. Segmentos insertados casi perpendicularmente, rectangulares o trapezoidales, cortos y anchos (ancho a veces el doble del largo); ápices truncados, redondeados o angostados; márgenes enteros o finamente dentados. Venas paralelas, simples o dicotómicas. Epidermis con células de membranas sinuosas y estomas irregularmente orientados. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita.

Dictyozamites Medlicott et Blanford, 1879. Hojas pinnadas. Segmentos sésiles o cortamente peciolados, insertados en la superficie superior del raquis por su sector basal medio o inferior; segmentos de contorno lanceolado a ovalado, en la base redondeados, simétricos o auriculados, apicalmente obtusos o agudos. Venación reticulada; venas generalmente robustas, frecuentemente anastomosadas, formando aréolas alargadas que se disponían en forma de abanico, a partir de la base por todo el limbo. Epidermis con células de membranas sinuosas. Estomas en la superficie inferior, transversalmente orientados con respecto a las venas. Pares de tricomas presentes. Jurásico - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Lám. XVI, fig. 1; fig. 168).

Especies argentinas:

1) *Dictyozamites crassinervis* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
2) *D. falcata* (Morris) Oldham, Jurásico, Chubut.
3) *D. hallei* Cazaubón, Jurásico, Chubut, Península antártica.
4) *D. latifolius* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
5) *D. minusculus* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Nilssoniopteris Nathorst 1909. Hojas simples, pecioladas, oval-alargadas a lineales. Lámina entera, de márgenes enteros o dentados, adherida a la parte superior del raquis. Venación lateral perpendicular, simple o dicotómica. Células epidérmicas poligonales de membranas sinuosas. Estomas en la superficie inferior, regular o irregularmente orientados. Tricomas a veces presentes. Rético a Cretácico Inferior. Eurasia.

Otozamites A. Braun, 1842. Hojas pinnadas, pecioladas, angostadas paulatinamente hacia la base y el ápice. Raquis en la superficie superior cubierto por la base de los segmentos; segmentos desde orbiculares a lineal-lanceolados, asimétricos en la base, debido a una aurícula saliente en la parte superior, mientras que la parte inferior es redondeada. Venas fuertes, saliendo paralelas desde la base angosta del segmento y abriéndose algo en la lámina, dicotomizadas. Epidermis superior con pequeñas células de membranas gruesas y sinuosas, sin estomas. Epidermis inferior con células de membranas más delicadas, con estomas entre las venas y orientadas generalmente en forma perpendicular a las mismas. Estomas con células anexas llevando engrosamientos. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Lám. XV, fig. 2; Fig. 173).

Especies argentinas:

1) *Otozamites abbreviatus* Feistmantel, Jurásico, Península antártica.
2) *O. albosaxatilis* Herbst, Liásico, Chubut, Santa Cruz, Mendoza (?).
3) *O. ameghinoi* Kurtz, Liásico, Neuquén.
4) *O. barthianus* Kurtz, Liásico, Neuquén.
5) *O. bechei* Brongniart, Liásico, Mendoza.
6) *O. bunburyanus* Zigno var. Liásico, Neuquen, Mendoza.
7) *O. chubutensis* Herbst, Liásico, Chubut.
8) *O. genuensis* Feruglio, Liásico, Chubut.
9) *O. grandis* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
10) *O. hislopi* (Oldham) Feistmantel, Liásico, Chubut, Mendoza, Península antártica.
11) *O. latior* Saporta, Jurásico, Península antártica.
12) *O. linearis* Halle, Jurásico, Península antártica.
13) *O.* cf. *oldhami* Feistmantel, Liásico, Chubut.
14) *O. parviauriculata* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
15) *O. rothianus* Kurtz, Liásico, Neuquén.
16) *O. sanctae-crucis* Feruglio, Jurásico, Chubut, Santa Cruz.
17) *O. simonatoi* Orlando, Liásico, Neuquén, Mendoza (?).
18) *O. sueroi* Herbst, Liásico, Chubut.

Este género es frecuente en las tafofloras jurásicas y eocretácicas de Argentina.

El mayor número de especies se ha registrado en las formaciones liásicas. Por esta causa, las asociaciones paleoflorísticas de esa época reciben el nombre de "tafoflora de Otozamites".

Pterophyllum Brongniart. 1828. Hojas pinnadas, regularmente segmentadas. Lámina de los segmentos insertada lateralmente en el raquis. Segmentos largos, angostos, libres hasta la base, normales al raquis, con ápices redondeados, truncados o agudos. Venas delgadas, numerosas, dicotomizadas en la base y subparalelas. Pérmico - Cretácico Superior. Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Pterophyllum barrealense* Frenguelli, Triásico, San Juan.
2) *P. princeps* (Oldham et Morris), Liásico, Mendoza.
3) *P.* sp., Cretácico Inferior, Santa Cruz.

Ptilophyllum Morris, 1840. Hojas pecioladas, pinnadas, lineales, angostadas paulatinamente hacia el ápice. Pecíolo ensanchado en la base. Segmentos desde cortos a largos, rectos, de márgenes paralelos, densamente dispuestos, insertados en la superficie superior del raquis, de tal manera que se tocan o imbrican con las bases de los segmentos opuestos. Venas delgadas, dicotomizadas, abriéndose en la base y luego paralelas a los márgenes. Epidermis superior con células rectangulares de membranas muy sinuosas, sin estomas. Epidermis inferior con células más grandes pero de membranas menos sinuosas, con estomas formando hileras entre las venas; estomas perpendicularmente orientados al eje longitudinal del segmento, con células oclusivas no muy grandes y células anexas con engrosamientos obturantes. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Figuras 174, 175).

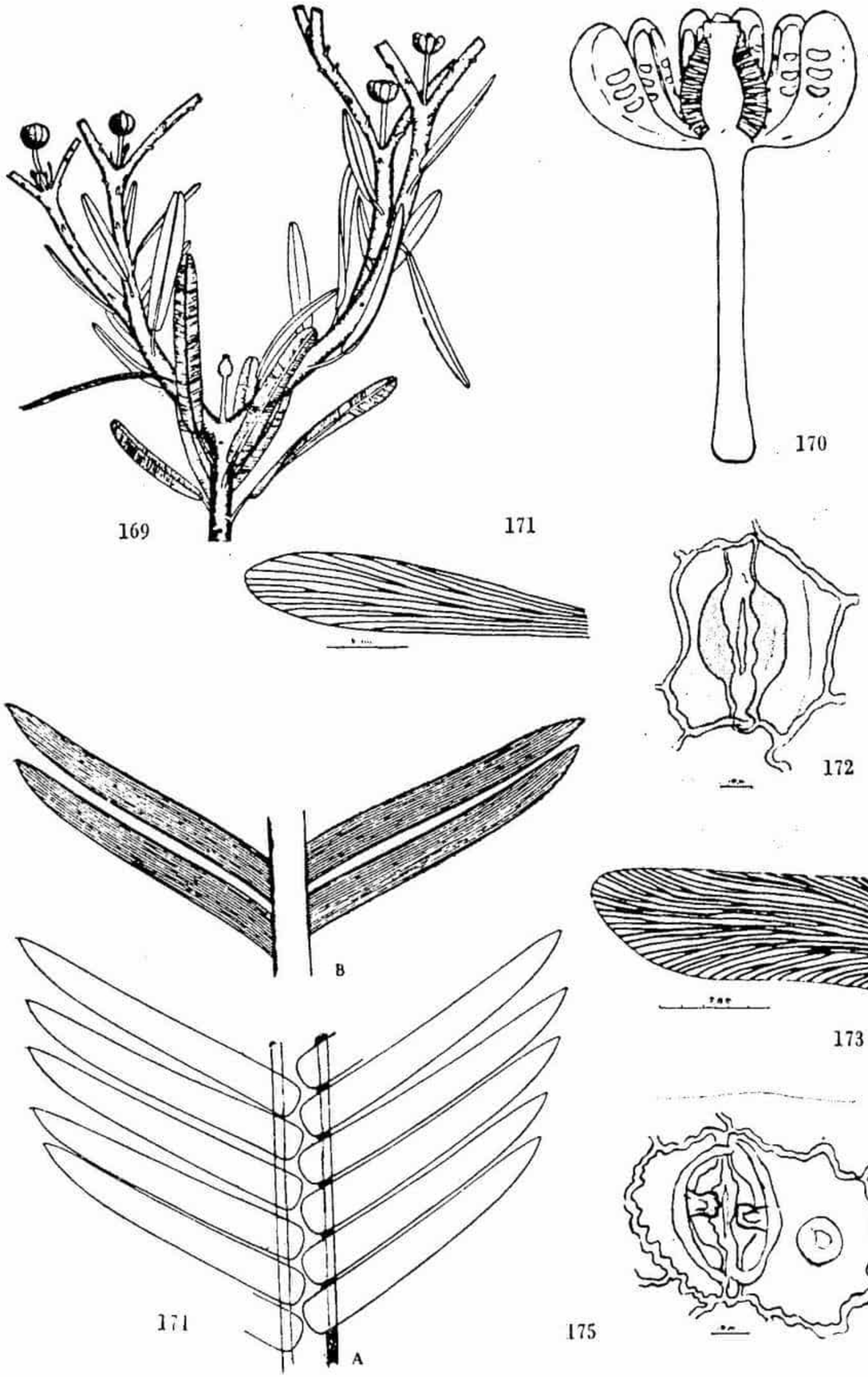
Especies argentinas:

1) *Ptilophyllum acutifolium* Morris, Cretácico Inferior, Santa Cruz; Liásico, Mendoza

---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 169-175

Figs. 169-175. — 169-170, *Williamsoniella coronata* H. Thomas. Jurásico, G. Bretaña. Reconstrucción de la planta (muy reducido) y sección diagramática longitudinal de la inflorescencia bisexuada. (De H. Thomas 1915); 171-172, *Zamites decurrens* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto de un segmento y detalle de estoma, respectivamente. (De Menéndez, 1966); 173, *Otozamites parriauriculata* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Aspecto de un segmento. (De Menéndez, 1966); 174, *Ptilophyllum hislopi* (Oldham) Seward. Cretácico, Argentina. Algo ampliado. Vistas dorsal y ventral de hoja, mostrando la inserción de segmentos (A) y venación (B). (De Frenguelli, 1935); 175, *Ptilophyllum longipinnatum* Menéndez. Cretácico, Santa Cruz. Detalle de un estoma sindetocélico. (De Menéndez, 1966).



2) *P. cutchense* Morris, Liásico, Chubut.
3) *P. hislopi* (Oldham) Seward, Jurásico Medio; Jurásico Superior y Cretácico Inferior, Santa Cruz.
4) *P. longipinnatum* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
5) *P. patagonicum* Berry, Jurásico, Santa Cruz.
6) *P. pectinoides* (Phill.), Jurásico, Península antártica.

Zamites Brongniart, 1828. Hojas pinnadas, lanceoladas, alargado-ovaladas pecioladas. Segmentos insertados mediante engrosamientos calliformes, o sin ellos, a la parte superior del raquis, sin cubrirlo totalmente; segmentos lanceolados a oval-lanceolados, de márgenes enteros, angostados en la base que es simétrica, de ápice redondeado o agudo. Venas en abanico y paralelas, simples, dicotómicas. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Figs. 171, 172).

Especies argentinas:

1) *Zamites anderssonii* Halle, Jurásico, Península antártica.
2) *Z. antarticus* Halle, Jurásico, Península antártica.
3. *Z. decurrens* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
4) *Z.* cf. *gigas* Lindley et Hutton, Jurásico, Chubut.
5) *Z. pachyphyllus* Halle, Jurásico, Península antártica.
6) *Z. pusillus* Halle, Jurásico, Península antártica.

Cycadolepis Saporta, 1875. Escamas pertenecientes probablemente a periántos de estróbilos de Bennettitales, convexas, alargado-lanceoladas a redondeadas, de base truncada o redondeada, agudas, con o sin pelos marginales. Epidermis superior con células uniformes, rectangulares. Epidermis inferior con abundantes estomas, orientados longitudinalmente. Triásico Superior - Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 167).

Especies argentinas:

1) *Cylcadolepis coriacea* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
2) *C. involuta*, Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
3) *C.* cf. *jenckensiana* (Tate) Seward, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
4) *C. lanceolata* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
5) *C. oblonga* Menéndez, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
6) *C.* sp., Jurásico, Península antártica.

RELACIONES ENTRE CYCADALES Y BENNETTITALES

En los textos es frecuente hallar reunidos estos dos órdenes bajo la denominación de Cycadophyta. Ello se debe a que existen notables similitudes morfológicas que llamaron la atención de los paleobotánicos desde hace ya muchos años. Veamos cuáles son las características salientes de cada grupo en comparación.

Las hojas pinnadas, morfológicamente pueden compararse, y en muchos casos, es difícil diferenciarlas. Los nombres genéricos *Zamites*, *Otozamites*, etc., indican una parecido con géneros vivientes de Cycadales (*Zamia*, etc.). Sin embargo, hay una diferencia notable en cuanto a la estructura de la epidermis foliar; en las Bennettitales, las células epidérmicas suelen ser casi siempre de membranas muy sinuosas, y los estomas son invariablemente del tipo sindetocélico (o sea ontogenéticamente diferentes a los estomas haplocélicos comunes a todas las Cycadales). No podemos efectuar comparaciones entre las fructificaciones masculinas y femeninas. No conocemos en las Cycadales estróbilos bisexuados, ni tampoco organizaciones tan complejas como los óvulos con escamas interseminales protectoras. Tampoco podemos hallar una relación evidente entre las estructuras masculinas, de tipo estróbilo en las Cycadalas, con los microsporofilos foliosos o pinnados de las Bennettitales. Sólo los granos de polen son semejantes (monocolpados). En la anatomía de los troncos (que externamente son similares) encontramos también ciertas diferencias constantes. Los rastros foliares en las Bennettitales, al salir del cilindro leñoso, se dirigen rectos hacia afuera, mientras que en las Cycadales, recorren un semicírculo en la corteza (180°) antes de salir al exterior; estos mismos rastros suelen tener forma de herradura en sección (fig. 166), mientras que en las Cycadales suelen ser ovalados. En cuanto al xilema, en las Bennettitales, las traquéidas más desarrolladas presentan engrosamientos hasta escalariformes (aunque muy ocasionalmente presentan punteaduras), mientras que en las Cycadales, las traquéidas presentan punteaduras en las paredes tangenciales y radiales (aunque ocasionalmente son hasta escalariformes).

ORIGEN DE LAS BENNETTITALES

Las Bennettitales han sido consideradas como antecesoras de las Angiospermas, citándose como fundamento la presencia de flores hermafroditas que ofrecen cierta similitud con las flores de las actuales *Magnoliae*, género de Angiospermas primitivas; también existe un apoyo en cuanto a la distribución cronológica de estos dos grandes grupos, ya que las Bennettitales se extinguen en el Cretácico Superior, mientras que las Angiospermas hacen su aparición en el Cretácico Medio. Pero la dificultad en aceptar estas plantas como antecesoras de las Angiospermas, radica en que los demás órganos son totalmente distintos. No puede homologarse el tronco de las Bennettitales con el de las Angiospermas; tampoco las hojas; y en cuanto a los estróbilos, eran de organización muy especializada y compleja ya durante el Jurásico. Es difícil postular que las primitivas flores de Angiospermas pudieron derivar de estructuras tan complejas y especializadas.

Por otra parte, hay que buscar el probable origen de las Bennettitales; últimamente se ha avanzado la hipótesis de que estas plantas han originado de algunas Pteridospermas primitivas. En apoyo de esta hipótesis está, por ejemplo, el carácter de hojas pinnadas, homologable a algunas Pteridospermas; también, la estructura laxa, manoxílica de los troncos, con el cilindro vascular bastante fragmentado. La mayor dificultad de comparación radica sin embargo en la estructura de los estróbilos; hacen falta numerosos pasos morfológicos entre las fructificaciones de Pteridospermas y Bennettitales, que aún no se han registrado. Desde luego que debemos descartar a todas las Pteridospermas mesozoicas que han sido coetáneas con las Bennettitales, y debemos buscar en fuentes más antiguas, del Paleozoico. Una de las estructuras florales más interesantes en las Bennettitales, las escamas interseminales, puede homologarse, en algunos casos, con una cobertura externa de algunas semillas de Pteridospermas. Dos géneros descriptos para el Rético de Groenlandia, *Vardekloeftia* y *Bennetticarpus*, son ilustrativos (Fig. 176). En el caso de *Vardekloeftia*, las inflorescencias son péndulas en los extremos de las distintas ramificaciones. Los óvulos presentaban una cobertura, o tegumento, que se proyectaba formando un tubo micropilar con un nucelo desarrollado igual que en todas las Bennettitales (o sea conspicuamente en la parte superior, pero en el resto fusionado con el tegumento, a diferencia de las Pteridospermas). Luego, existe una segunda cobertura externa, que

sería un tegumento que Harris (1932) homologa a las cúpulas de las Pteridospermas. Luego, la inflorescencia presenta las escamas típicas de todas las Bennettitales. Por lo tanto, en el género *Vardekloeftia*,

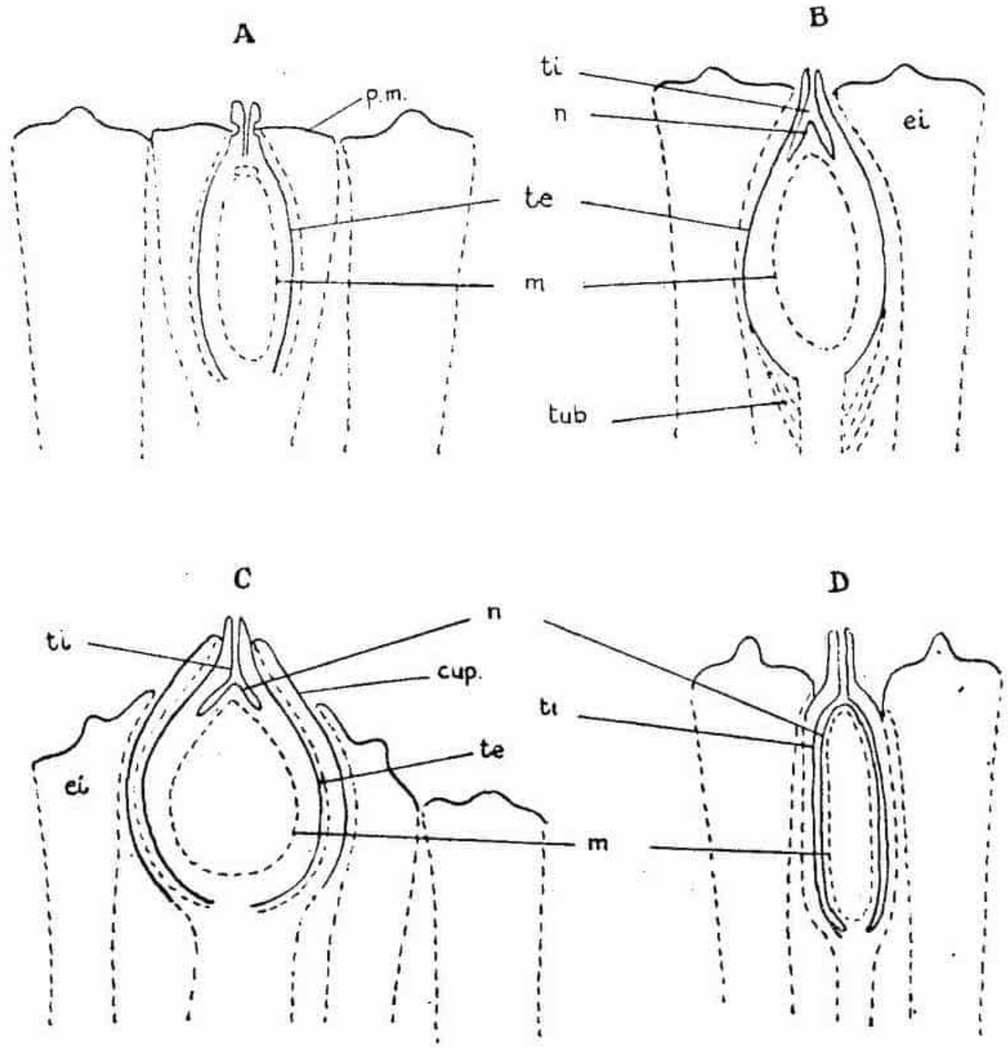


Fig. 176. — Secciones diagramáticas longitudinales de diversas semillas de Bennettitales. A, *Bennetticarpus*; B, *Cycadeoidea*; C, *Vardekloeftia*; D, *Wielandiella*. Las líneas enteras representan epidermis cutinizada; las líneas punteadas, capas no cutinizadas. *cup*, cúpula; *ti*, tegumento interno; *te*, tegumento externo; *ei*, escamas interseminales; *m*, membrana del megasporo; *pm*, placa micropilar; *n*, nucelo; *tub*, extensiones tubuliformes de la epidermis del pedúnculo. (Adaptado de Harris, 1932).

tendríamos un caso de cúpula desarrollada. Coetáneamente, en el género *Bennetticarpus*, la cúpula está ausente; en cambio hay un disco micropilar que rodea a la micropila, fuertemente cutinizado, llevando por fuera las escamas interseminales. Harris opina que tanto los tegumentos como la escama interseminal, son por su origen similares y nacen de los rudimentos seminales, ni bien comienzan a formarse los

óvulos y luego la semilla; o sea que, originalmente, el complejo escama interseminal (en este caso cúpula, en los otros, tegumento) tiene un mismo origen. Este sería un tipo real, no hipotético, intermedio entre las Pteridospermas y las Bennettitales más avanzadas del Jurásico y del Cretácico Inferior.

Los procesos morfológicos para explicar por qué las escamas interseminales se han desarrollado tanto, y por qué en *Vardekloeftia* hay un segundo tegumento, como también el desarrollo general de las flores de Bennettitales a partir de una Pteridosperma, son difíciles de interpretar. Recientemente Delevoryas (1968) consideró con detalle la relación de las Cicadeoideáceas con las Pteridospermas (Medullosáceas). Si bien halla posible la vinculación del aparato masculino de los conos bisexuados (muy similares a *Aulacotheca* del Paleozoico), no es posible relacionar las partes femeninas de estos conos con estructuras de origen marcadamente foliar en las mismas Pteridospermas.

Llegamos a la conclusión de que el origen de las Bennettitales es aún muy oscuro: puede ser que hayan originado de alguna Pteridosperma paleozoica, pero hasta ahora no se posee ninguna base firme para poder asegurarlo.

Orden PENTOXYLALES

Este grupo fue descubierto por Sahni (1948) y se conoce en base a petrificaciones.

Eran plantas arbustivas o en forma de pequeños árboles (Fig 143) y llevaban hojas teniopterídeas con estomas sindetocélicos. El sistema de conducción de los tallos estaba formado por un anillo de 5 o más meristelas; cada meristela tenía leño primario y secundario. El xilema era mesarco. Los estróbilos eran unisexuados y se ubicaban en braquiblastos laterales. Los microsporofilos, dispuestos verticiladamente, estaban fusionados en la base y presentaban microsporangios libres, con polen monocolpado. En los megastróbilos no habían escamas interseminales. El tegumento externo de los óvulos era típicamente carnoso (Fig. 144). Este orden se conoce sólo en el Jurásico de India; también se ha citado la fructificación femenina para Nueva Zelandia. Los diferentes órganos de este grupo reciben los siguientes nombres: los troncos, *Pentoxylon* y *Sahnioxylon;* las hojas *Nipaniophyllum*; los megastróbilos *Cornoconites* y los microstróbilos *Sahnia*. Recientemente se ha llamado la atención sobre algunas similitudes estructurales de las Pentoxylales con las Rhexoxylales (Sharma, 1969).

Clase CONIFEROPSIDA

Las plantas que comprende esta clase son morfológicamente más avanzadas que las Cicadópsidas. Tienen troncos con una estructura leñosa más compacta, y las flores, tanto masculinas como femeninas, forman en general grupos de micro y megasporofilos que son verdaderos conos. Uno de los órdenes, las Ginkgoales, que no parece poseer verdaderos conos en su único representante viviente, tenía ese tipo de estructura en algunos representantes fósiles. La ubicación sistemática de este orden no ha sido hasta ahora suficientemente esclarecida; en el sistema de Engler se lo incluye dentro de las Cicadópsidas, pero manifiestamente muchas caracterísicas son más cercanas a las Coniferópsidas. La ubicación que le damos en el presente tratado, es tentativa y de ninguna manera definitiva.

Dentro de las coniferópsidas reconoceremos tres órdenes. Las Ginkgoales que aparecieron en el Pérmico, se diversificaron durante el Mesozoico y fueron paulatinamente declinando en el Terciario, llegando hasta la actualidad con una sola especie, *Ginko biloba*. El orden de las Cordaitales, que fue exclusivo del Paleozoico Superior (Carbónico y Pérmico) mientras que el orden Coniferales apareció en el Carbónico y se diversificó notablemente en le Mesozoico perdurando en la actualidad con varias familias y numerosos géneros; es el orden de Gimnospermas más importante en la flora actual.

Orden GINKGOALES

Estas plantas fueron muy abundantes en el Triásico, Jurásico y Cretácico Inferior. La existencia de una especie viviente permite definir bien los caracteres morfoanatómicos más importantes. Son vegetales arborescentes de talla apreciable, hasta cerca de 30 metros de alto, irregularmente ramificados. Poseen crecimiento secundario en espesor. La médula y la corteza están pobremente desarrollados, mientras que las traquéidas del leño secundario se disponen de manera compacta(sin elementos parenquimáticos) y las más desarrolladas poseen punteaduras areoladas en las paredes radiales, especialmente, en una o dos series verticales. En los distintos órganos de las Ginkgoales son frecuentes las células y los conductos secretores. Estos conductos se forman por la fusión de grupos de células especializadas que se reab-

sorben (origen lisígeno), a diferencia de las Coníferas donde los conductos, verdaderos canales, son espacios intercelulares alargados.

Las Ginkgoales tienen hojas características, pecioladas, con una gran variación en cuanto a forma en el mismo individuo: pueden ser bilobadas y a su vez cada lóbulo tener muchas incisiones; las hojas juveniles pueden ser prácticamente enteras. Lo que más caracteriza estas hojas es su venación: tienen dos haces vasculares que penetran del pecíolo al limbo; cada haz corresponde a un lóbulo principal y se divide dicotómicamente en forma sucesiva, llenando todo el limbo. No existe vena media; todas las venas son de un calibre similar. Las ramas son de dos tipos: las comunes con crecimiento ilimitado, y las ramas cortas o braquiblastos; en éstos se insertan las espiras de hojas y también las fructificaciones tanto femeninas como masculinas.

Las Ginkgoales son dióicas, generalmente protandras; la inflorescencia masculina consiste en una serie de ejes fértiles que se insertan espiraladamente en los braquiblastos, sostenidos por una bráctea. El eje que es central presenta a su vez microsporofilos que consisten de pequeños ejes con un disco terminal, y en la parte inferior de estos discos penden de 2 a 7 sacos polínicos; los granos de polen son de un tipo ovalado, monocolpado, similares a los de las Cycadales y Bennettitales. Una característica que es muy importante es que los anterozoides de estas plantas son móviles y en eso tienen un carácter de primitivez junto con las Cycadales. La flor femenina se ubica en la base de hojas vegetativas más o menos modificadas. Tienen un pedúnculo largo y en el extremo de este último va generalmente un óvulo funcional y otro pequeño, abortado; pero hay casos en que este pedúnculo está ramificado y a su vez cada una de las ramificaciones presenta un óvulo terminal (o sea que la flor femenina no es uni o biovular, sino que puede ser multiovular). Esto es importante porque veremos que algunos antecesores de los Ginkgos eran pluriovulados. La polinización se produce mientras los óvulos están sobre la planta, pero la fecundación y la posterior formación de la semilla acaece cuando el óvulo ya cae de la planta.

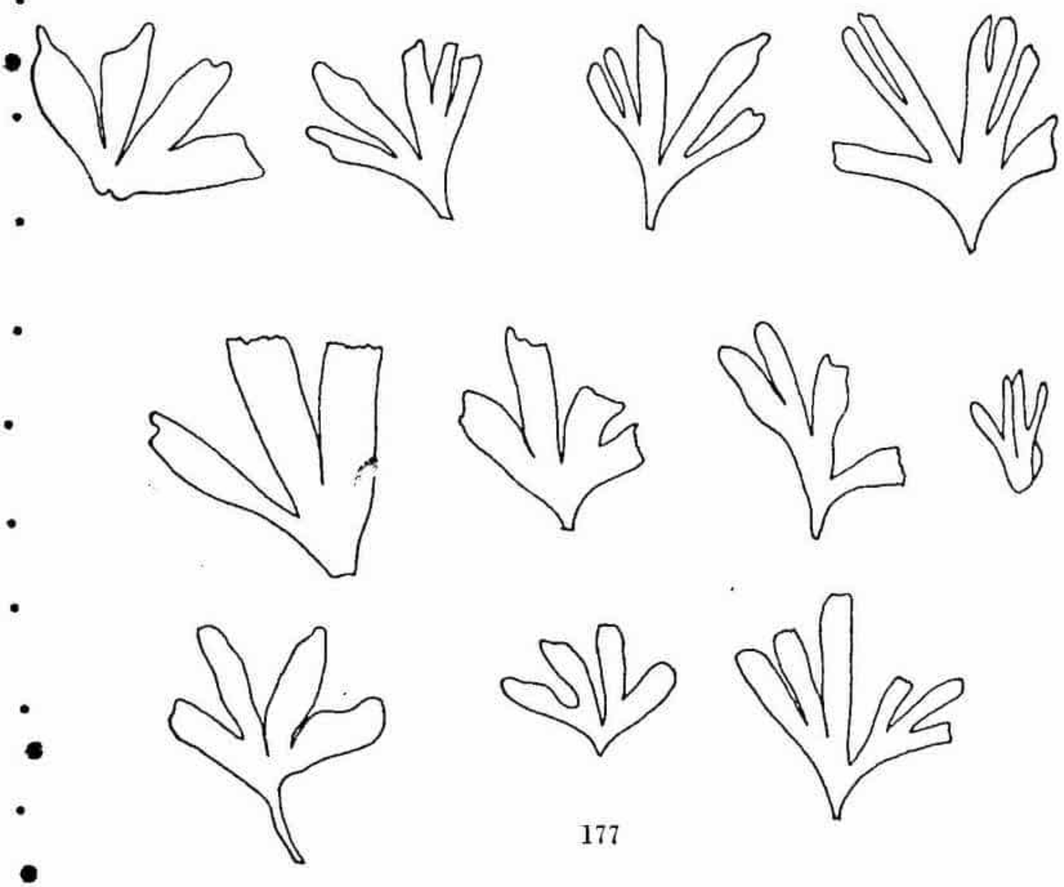
Se reconoce una sola familia, las Ginkgoaceae, a la cual, con certeza sólo podemos referir la única especie viviente. Hojas similares a *Ginkgo* se conocen ya a partir del Pérmico, frecuentemente con su estructura epidérmica preservada. Su asignación a la familia se ve sin embargo dificultada por cuanto hay un caso en que hojas idénticas a *Ginkgo* fueron halladas con inflorescencias femeninas muy diferentes a las que conocemos en la especie viviente. Por lo tanto, trataremos simplemente algunos géneros que ciertamente pertenecen al orden, sin especificar una asignación al nivel de familia por carecer de elementos sistemáticos de importancia, como ser las inflorescencias masculinas o femeninas en especial.

Ginkgoites Seward 1919. Limbo foliar semicircular, en forma de abanico, ampliamente cuneiforme desde enteros con márgenes ondulados hasta bilobados; cada lóbulo ovalado, de márgenes externos enteros o incisos. Venación flabeliforme, producida por repetidas dicotomías a partir de dos venas basales que penetran desde el pecíolo. A veces entre las venas se disponen cortos canales secretores, fusiformes. Células epidérmicas de membranas rectas o sinuosas, llevando o no papilas. Estomas presentes en la epidermis inferior o bien en ambas epidermis, irregularmente distribuidos y orientados, ubicados entre las venas, haplocélicos. Células subsidiarias a veces engrosadas obturando la boca estomática. Pérmico-Terciario. Cosmopolita. (Lám. XVII, fig. 3; Figs. 177, 180).

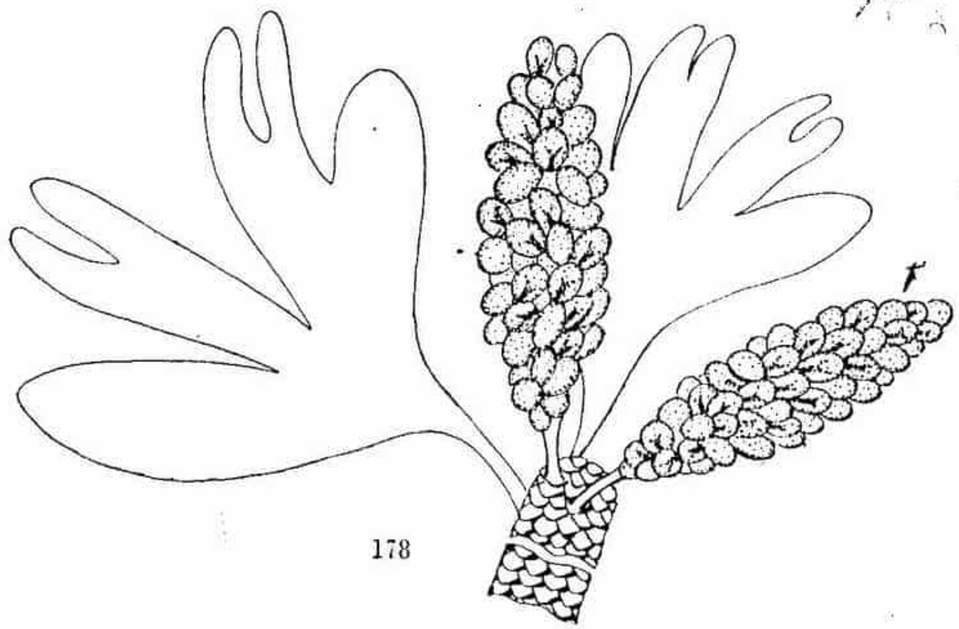
Especies argentinas:

1) *Ginkgoites crassipes* Feistmantel, Pérmico Inferior, Chubut; Triásico, Neuquén (?).
2) *G.* cf. *digitata* (Brongniart), Liásico, Chubut.
3) *G. eximia* Feruglio, Pérmico Inferior, Chubut.
4) *G. patagonica* Berry, Terciario de Río Negro y Chubut.
5) *G. taeniata* (Geinitz) Frenguelli, Triásico, Neuquén.
6) *G. ticoensis* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
7) *G. tigrensis* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
8) *G. truncata* Frenguelli, Triásico, Mendoza.

Baiera F. Braun 1843. Hojas pecioladas de contorno semicircular, cuneiforme o flabeliforme, hendida hasta la base formando dos mitades; cada mitad, a su vez repetidamente dividida en numerosos segmentos de márgenes paralelos, lineales. Venación abierta en abanico, dicotómica; los segmentos distales pueden tener 1-4 venas simples, subparalelas. Epidermis superior con células en general subisodiamétricas, con papilas. Epidermis superior con células más alargadas, llevando o no papilas. Estomas en ambas epidermis, más frecuentes en la inferior, irregularmente distribuidos. Triásico Superior-Cretácico Superior. Cosmopolita. (Lám. XV, fig. 4; Fig. 187).



177



178

Figs. 177-178. — 177, *Ginkgoites tigrensis* Archang. Cretácico. Santa Cruz. Distintas formas de hoja de una misma especie. Tamaño natural. (De Archangelsky, 1966); 178, *Karkenia incurva* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Reconstrucción de un braquiblasto llevando hojas e inflorescencias femeninas, × 2. (De Archangelsky, 1966).

Especies argentinas:

1) *Baiera* cf. *australis* McCoy, Cretácico, Santa Cruz.
2) *Baiera bidens* (Tenn. Woods) Feistmantel, Triásico, Mendoza.
3) *B. cuyana* Frenguelli, Triásico, San Juan, Mendoza.
4) *B. rollerii* Frenguelli, Triásico, Mendoza.

Ginkgoidium Yokoyama 1889. Hojas enteras o bilobadas, oval-alargadas, con ápice obtuso, redondeado o truncado; base cuneiforme, con márgenes engrosados que pasan a un corto pecíolo. Una vena media única en el pecíolo se dicotomiza repetidas veces en el limbo foliar. Epidermis superior sin estomas: epidermis inferior con estomas. Triásico Superior-Jurásico Superior, Eurasia y S. América. (Lám. XV, fig. 3; Fig. 185).

Especies argentinas:

1) *Ginkgoidium bifidum* Frenguelli, Triásico, Mendoza.
2) *G. nathorsti* Yokoyama, Triásico, Mendoza.

Sphenobaiera Florin 1936. Hojas dispuestas sobre los ápices de braquiblastos que en la base presentan hojas pequeñas, escuamiformes; hojas de contorno triangular angosto, constreñidas en la base, sin pecíolo. Cada hoja se divide dicotómicamente en segmentos de márgenes paralelos y redondeados en el ápice. Venas dicotomizadas desde la base, en los segmentos distales subparalelas, convergiendo suavemente en el sector apical. Células epidérmicas cuadradas o poligonales de membranas rectas, con tendencia a disponerse en hileras, llevando o no papilas. Estomas en ambas epidermis, más abundantes en la inferior, longitudinalmente orientados. En una especie pérmica se conocen los microstróbilos compuestos por un eje que lleva ramificaciones cortas, las que se dividen 1-2 veces llevando en los extremos grupos de 3-5 esporangios lanceolados. Pérmico Inferior-Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 183).

En Argentina se ha descripto una especie, *S. argentinae* (Kurtz) Frenguelli, procedente de estratos triásicos de Mendoza.

Phoenicopsis Heer 1876. Hojas dispuestas en el ápice de braquiblastos, éstos cubiertos basalmente por hojas escuamiformes. Hojas simples, lineales a lineal lanceoladas, en casi toda la extensión de margen agudo o dentado, sésiles, sin pecíolo evidente. Venas delicadas, en la base dicotomizadas, luego sub-

paralelas, convergiendo en el ápice. Epidermis con estomas en ambas superficies. Triásico Superior-Cretácico Superior. Cosmopolita.

Existen otros géneros de hojas de Ginkgoales de limbo entero, que presentan diferencias en cuanto a venación o estructura anatómica: *Stephanophyllum*, *Eretmophyllum*, *Phylladoderma*, etc.

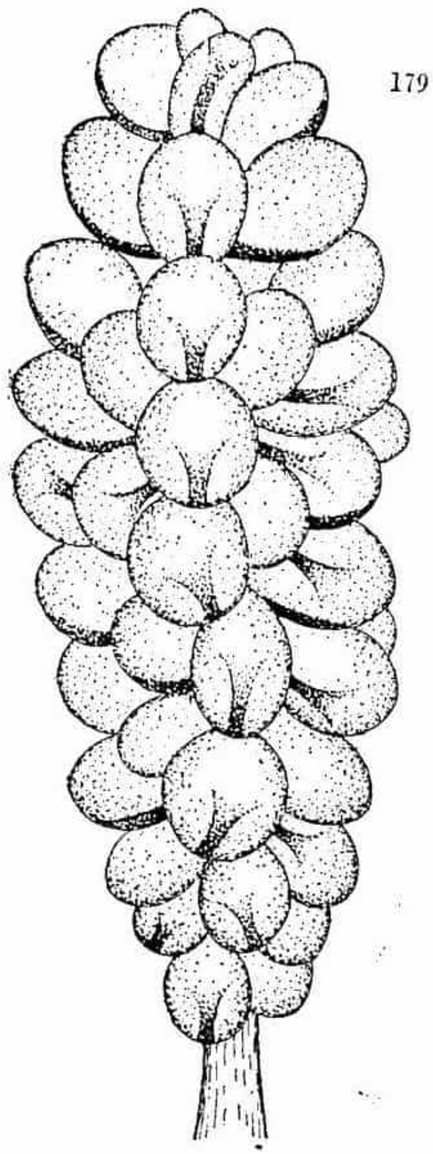
Trichopitys Saporta 1875. Ramas largas con hojas dispuestas en espiral, de contorno triangular-cuneiforme, cortamente pecioladas, divididas dicotómicamente en largos segmentos de márgenes paralelos, con una vena en cada segmento distal. Megastróbilos axilares a las hojas, compuestos por un eje central que lleva hasta 20 megasporofilos, cada uno con un óvulo terminal recurvado, unitegumentado. (Fig. 184).

Se conoce con seguridad una sola especie del Pérmico de Francia. La misma tiene importancia teórica por cuanto es la primera Ginkgoal conocida con fructificaciones femeninas, las que eran de un tipo muy primitivo.

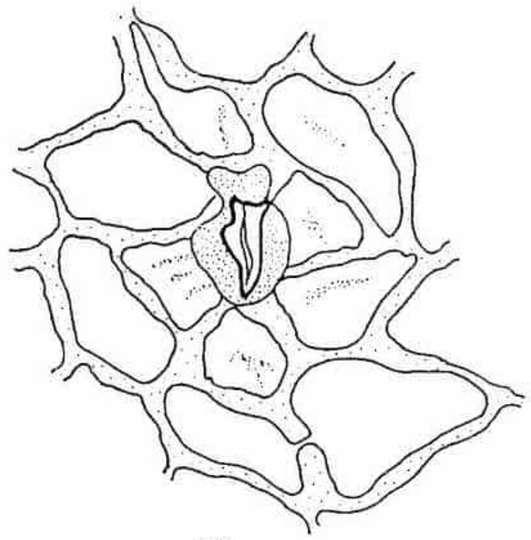
Karkenia Archangelsky 1965. Estructuras ovulíferas oval-alargadas compuestas de un eje central llevando óvulos pedunculados, irregularmente dispuestos. Los óvulos son redondos u ovales, curvados, con el ápice micropilar mirando el eje, y se hallan densamente dispuestos; están compuestos por 4 membranas cutinizadas que pertenecen al megasporo, nucelo, tegumento interno y externo. Semillas desarrollando una zona pétrea conspicua. Cretácico Inferior. (Lám. XVII, fig. 1; Figs. 178, 179). Se conoce una sola especie para la Prov. de Santa Cruz, *K. incurva* Archangelsky.

LEYENDA DE LAS FIGURAS 179-183

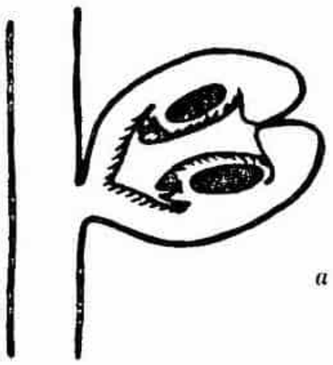
Figs. 179-183. — 179, *Karkenia incurva* Archang. Reconstrucción de la inflorescencia femenina. × 4. 5. (De Archangelsky, 1966); 180, *Ginkgoites tigrensis* Archang. 500 aumentos. Detalle de un estoma epidérmico. (De Archangelsky, 1966); 181, Restauración de la fructificación de *Leptostrobus*. Jurásico, G. Bretaña. *a*: sección longitudinal: en negro megasporo, y rayado, la capa fibrosa interior. *ca.* 4 aumentos. *b*: aspecto de la fructificación (restaurado). (De Harris, 1951); 182, Esquema de un corte longitudinal de *Allicospermum patagonicum* Archang. Cretácico, Santa Cruz. 10 aumentos (De Archangelsky, 1966). La capa pétrea, punteada: 183, *Sphenobaiera horniana* Florin. Mesozoico. Europa. Aspecto de una hoja (muy reducido). (De Florin, 1936).



179

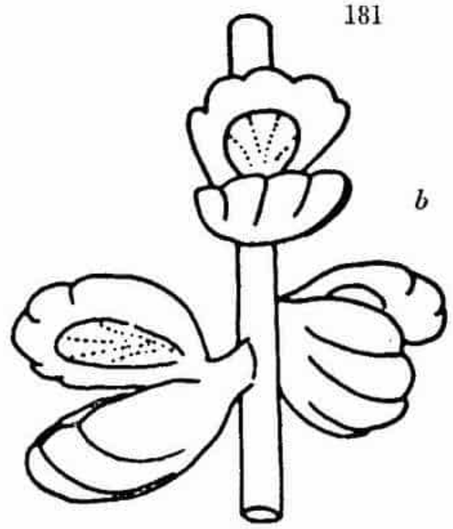


180



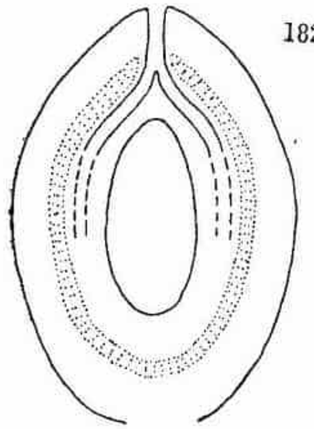
183

a



181

b



182

Esta curiosa fructificación ha sido hallada en asociación con hojas *(Ginkgoites)*, braquiblastos, raíces y semillas que eran los únicos componentes del nivel plantífero. Se ha presentado con estos elementos una reconstrucción.

Pocos son los datos que poseemos sobre la evolución de las Ginkgoales. Solamente tenemos indicios que nos aportan las estructuras femeninas de *Trichopitys, Karkenia* y *Ginkgo biloba*. Estructuras anómalas de *Ginkgo biloba* son multiovuladas, con óvulos que tienen largos pedicelos y en la base una estructura denominada collar. Ello ha permitido suponer que los antecesores, tenían estructuras pluriovuladas, como en *Trichopitys; Karkenia*, intermedia en antigüedad, aún posee una estructura pluriovulada. Pero ambos fósiles no poseen collar, por lo cual podemos suponer que esta es una estructura secundaria, originada luego del Cretácico Inferior, y posiblemente en relación con el enderezamiento de los óvulos que en las formas fósiles son claramente curvados, mientras que en *Ginkgo* son erectos. Por otra parte, la ausencia de estructuras laminares en relación directa con los óvulos en las formas fósiles, sugieren que los casos anómalos de *Ginkgo* con hojas que llevan óvulos, son también fenómenos secundarios, sin ninguna significación filogenética.

Es más difícil establecer relaciones entre *Trichopitys* y *Karkenia*. Posiblemente, cada conjunto ovulífero de *Trichopitys* pueda homologarse a un óvulo de *Karkenia*, con su pedicelo. En este caso, los conjuntos ovulíferos de la forma paleozoica han sufrido fuertes procesos de fusión y reducción, mientras que el eje principal se reducía notablemente. Los telomas estériles (hojas) se redujeron y luego desaparecieron de las ramas fértiles, persistiendo sólo en las estériles. Durante este proceso, se formaron los primeros braquiblastos, con telomas fértiles y estériles diferenciados. No tenemos información de los posibles tipos intermedios durante el Pérmico Superior al Jurásico Superior. Más fáciles serían de comprender los procesos que siguieron hasta llegar a una flor de *Ginkgo*. Cada estructura compacta de *Karkenia* puede ser homóloga con el pedúnculo y óvulos respectivos de *Ginkgo*. El resultado se obtuvo mediante la reducción de los pedúnculos de *Karkenia* y fusión de sus óvulos, continuando luego con su erección (formándose el collar como estructura secundaria).

OTROS GENEROS ASIGNADOS A LAS GINKGOALES

Los géneros definidos previamente, en su gran mayoría correspondían al orden Ginkgoales con poco margen de duda. Existen otros géneros que también se asignan al orden, pero con un mayor margen de duda; algunos de ellos, incluso han sido segregados en otros taxones mayores.

Allicospermum Harris 1935. Semillas ortótropas, redondeadas a ovales; tegumento grueso, cutinizado; nucelo libre en el sector apical; superficie del nucelo e interior del tegumento débilmente cutinizados; membrana del megasporo cutinizada, granulosa. Triásico-Cretácico Inferior. Cosmopolita. (Fig. 182).

Este género de semillas ha sido instituido fundamentalmente por el conocimiento de la estructura anatómica interna, mediante la posibilidad del análisis cuticular. Generalmente, estas semillas se encuentran asociadas a otros restos (hojas) de Ginkgoales, y por lo tanto su pertenencia al orden es posible. No es excepción a esto la única especie argentina, *Allicospermum patagonicum* del Cretácico Inferior de Santa Cruz, hallada en asociación no sólo de hojas sino también de conos femeninos de Ginkgoales.

Saportaea Fontaine et White 1880 (= *Barrealia* Frenguelli 1942). Hojas simples, subreniformes-flabeladas o suborbiculares-cuneadas, bordeadas en su base por un nervio leñoso; margen distal de las hojas inciso más o menos profundamente; pecíolo largo, delgado y estriado en su superficie superior; las nervaduras salen en abanico del ápice del pecíolo y del nervio basal leñoso a lo largo de su extensión, bajo un ángulo agudo, entrando todos en la lámina, bifurcándose escasamente, por lo común, primero cerca del punto de inserción y nuevamente una o dos veces; las ramificaciones divergen muy débilmente entre ellas y continúan hasta el margen distal, casi paralelas entre sí, fuertemente marcadas y no muy próximas; consistencia de la hoja bastante delgada y aparentemente bastante fácil de dividirse en lacinias. Pérmico Inferior-Triásico. USA, China, S. América. (Lám. XVII, fig. 4; Fig. 186).

Especies argentinas:

1) *Saportaea dichotoma* (Freng.) Stipanicic y Bonetti, Triásico, S. Juan.

2) *S. flabellata* (Freng.) Stipanicic y Bonetti, Triásico, San Juan.
3) *S. intermedia* Stipanicic y Bonetti, Triásico, San Juan.

Czekanowskia Heer 1876. Hojas dispuestas en grupos sobre ráquises cortos (braquiblastos), los que basalmente están cubiertos por pequeñas hojas escuamiformes. Hojas cuneiformes, dicotómicamente divididas con ángulo agudo en segmentos lineares hasta filiformes. Las venas se dicotomizan en la base y acompañan las dicotomías de la hoja; en los segmentos distales hay 1-4 venas (generalmente 1-2). Ambas epidermis similares, con células de paredes rectas. Estomas ubicados entre las venas, con 4-7 células anexas algo engrosadas, a veces formando papilas que obturan la boca estomática. Células sobre las venas alargadas, formando hileras, Triásico Inferior-Cretácico Inferior. Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Czekanowskia murrayana* (Lindley et Hutton) Seward., Triásico, Neuquén.
2) *C. rigalii* Frenguelli, Triásico de San Juan, Mendoza y La Rioja.

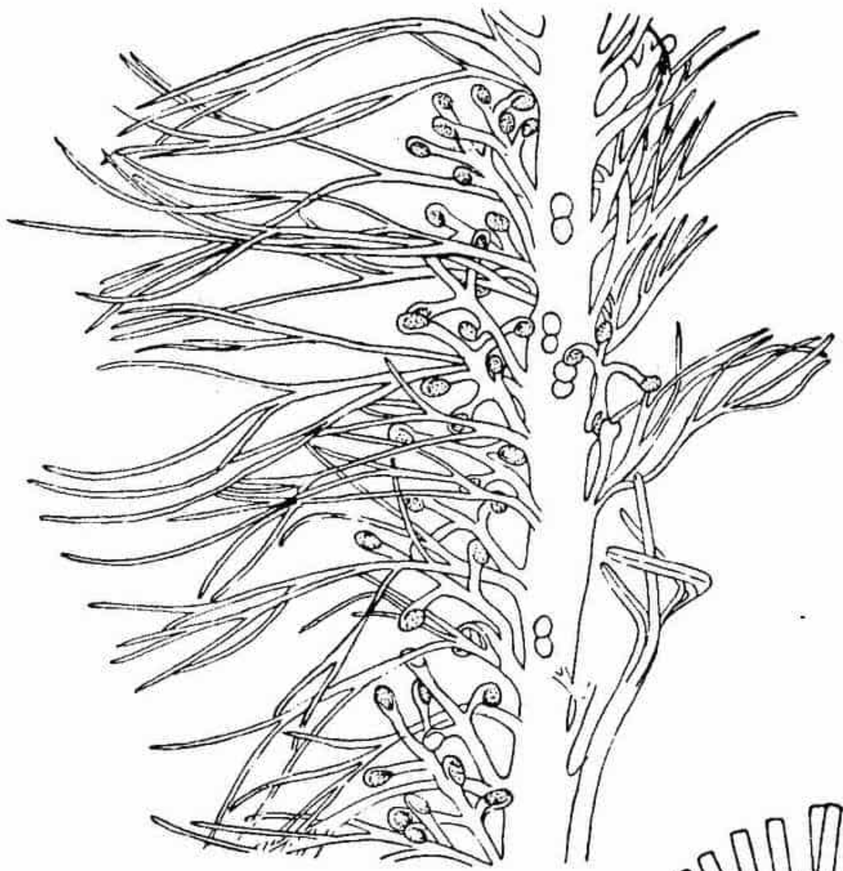
Hojas similares a la definida previamente se han descripto bajo otros nombres genéricos: *Solenites* y *Hartzia*.

Leptostrobus Heer 1876, emend. Harris 1951. Fructificación femenina compuesta por un alargado eje delicado y pequeños apéndices laterales. Base del eje cubierta de pequeñas hojas escuamiformes. Sector medio y superior del eje llevando apéndices fértiles en una espira laxa. Apéndices fértiles casi sésiles, en forma de cápsula chata compuesta por dos valvas. Cápsulas redondeadas o anchamente cuneiformes, adheridas por una base

---

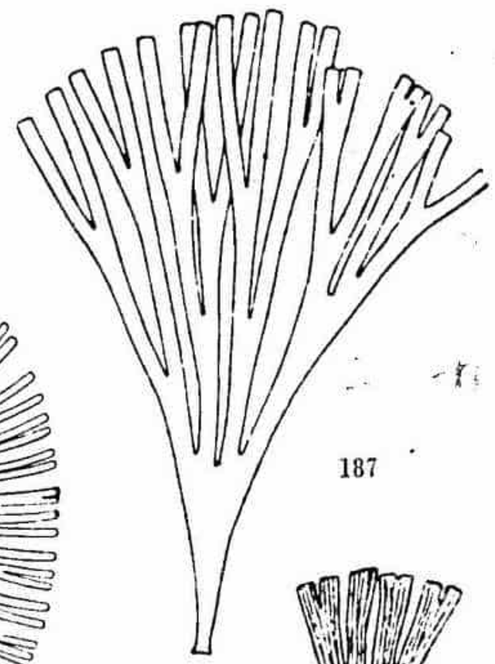
LEYENDAS DE LAS FIGURAS 184-187

Figs. 184-187. — 184, *Trichopitys heteromorpha* Saporta. Pérmico, Europa. Rama llevando complejos ovulíferos en las axilas de las hojas dicotomizadas. (Reducido a casi la mitad). (De Florin, 1949); 185, *Ginkgoidium bifidum* Frenguelli. Triásico, Argentina. Aspecto de la hoja y su venación. × 2. (De Frenguelli, 1946); 186, *Saportaea dichotoma* (Frenguelli) Stipanicic et Bonetti. Triásico, Argentina. Reconstrucción de la hoja (ca. 2 aumentos). (De Frenguelli, 1942); 187, *Baiera rollerii* Frenguelli. Triásico, Argentina. Aspecto de dos hojas (ca. 2 aumentos), mostrando la lobación y la venación. (De Frenguelli, 1946).

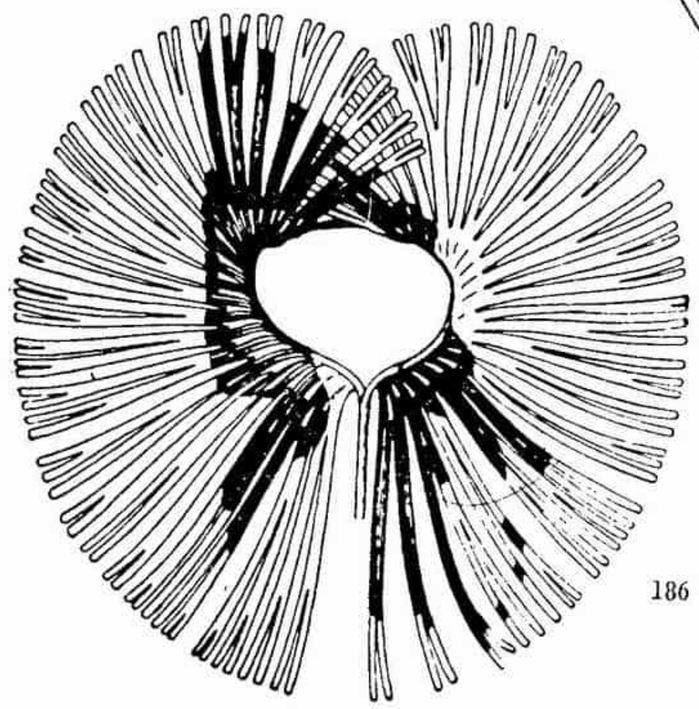


184

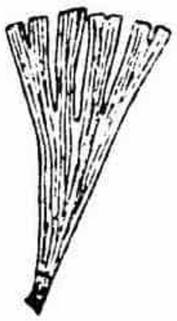
185



187



186



delgada; margen distal redondeado pero con claras marcas de unos 5 lóbulos obtusos y conspicuos, que se continúan hacia la base en forma de crestas robustas. Valvas externamente convexas, adentro probablemente cóncavas; márgenes correspondiéndose pero sólo juntos en la base. Semillas unas 5 por valva (una por lóbulo). Semillas ovaladas, invertidas (la parte micropilar mirando hacia el eje del cono) con probables arquegonios apicales. Semillas con saco embriónico cutinizado, pero las demás partes poco o nada cutinizadas; testa de la semilla imperfectamente cutinizada, probablemente compuesta por una delgada capa de tejido fibroso. Eje del cono y valvas con cutícula que presenta células de membranas rectas y numerosos estomas. Células de cierre hundidas en una cámara formada por células anexas. Grupos de células anexas alargadas en el eje, redondeadas o alargadas en las paredes de las valvas, frecuentemente más cutinizadas que las demás células epidérmicas y formando un débil engrosamiento que tiende a obturar la boca del estoma. Células circundantes no constantes. Triásico Superior-Jurásico. Asia, Europa, Groenlandia. (Fig. 181).

Harris (1951) relaciona los géneros *Czekanowskia* y *Leptostrobus* por similitud de la estructura epidérmica y por repetida asociación en diferentes yacimientos; este autor se inclina a separar ambos taxones del orden Ginkgoales. En base a estas consideraciones, ciertos autores han sugerido la creación de un nuevo orden, las Czekanowskiales.

Orden CORDAITALES

Fueron plantas arborescentes, de talla gigantesca, que vivieron preponderantemente en los períodos Carbónico y Pérmico, habiendo algunas referencias para formaciones triásicas. Los árboles alcanzaban a tener 30 metros de altura, eran rectos y se ramificaban apicalmente; el resto de la corteza era lisa externamente. Las ramas más viejas presentaban cicatrices foliares en inserción espiralada, dejadas por hojas ya caducas. Las raíces eran fuertes, muy ramificadas, y se expandían casi horizontalmente en un amplio radio. Todos los troncos de las Cordaitales presentaban una médula parenquimática; en algunas especies el parénquima era compacto, mientras que en otras se distribuía en tabiques horizontales, dejando amplias lagunas entre los mismos. (Fig. 188). Los moldes de estos tipos medulares reciben el nombre genérico de *Artisia*. Las hojas eran grandes, lanceoladas y la venación era paralelinervada. Las partes fértiles se agrupaban en

inflorescencias que eran unisexuadas, masculinas o femeninas. Las mismas estaban compuestas por estróbilos de un tipo muy primitivo, sustentados por brácteas. Las semillas eran platispérmicas y frecuentemente aladas. Los granos de polen eran monosacados y grandes.

Este orden tiene distribución ecuménica, y en algunas regiones paleoflorísticas es dominante en las asociaciones (Angara).

Familia CORDAITACEAE Grand' Eury 1887.

En esta única familia se incluyen distintos órganos descriptos en forma separada: hojas, estróbilos (o inflorescencias), troncos y semillas.

HOJAS

Cordaites Unger 1850. Hojas sésiles, enteras, largas, lanceoladas a alargado-espatuladas, de márgenes enteros, distalmente redondeadas o agudas, paulatinamente angostadas hacia la base que era ancha. Venas conspicuas, rectas, casi paralelas desde la base. Entre las venas se observan "falsas" venillas, producidas por alguna estructura subepidérmica (quizá bandas de esclerénquima) no relacionadas con el sistema de conducción. Las hojas eran anfistomáticas o hipostomáticas. Los estomas eran haplocélicos. Carbónico-Pérmico. Eurasia. (Lám. XVII fig. 2).

Noeggerathiopsis Feistmantel 1879. emend. Pant 1964. Hojas largas, espatuladas, con el ancho máximo de la lámina debajo del ápice, angostadas paulatinamente hacia la base; ápice obtuso y redondeado, márgenes enteros. Venas en la base más gruesas y paralelas, las demás más delgadas y formadas por dicotomías, también de recorrido paralelo. Lámina anfistomática o hipostomática; ambas cutículas gruesas. Cutícula superior sin diferenciación de células en áreas, entre y sobre las venas y con todas las células dispuestas en hileras paralelas a las venas; estomas cuando presentes, en menor cantidad que en la cutícula inferior. Cutícula inferior con disposición alternada de bandas estomatíferas y no estomatíferas, sobre y entre las venas. Estomas haplocélicos dispuestos en una o más hileras longitudinales mal definidas entre las venas. Células de cierre orientadas longitudinalmente y células anexas generalmente en número de 6, las polares diferenciadas de las laterales. Carbónico-Pérmico (Triásico ?). Gondwana. (Fig. 189).

Las diferencias entre ambos géneros son pocas. Ciertos autores sostienen que no se justifica una separación en taxones diferentes. Recientemente se ha intentado una nueva agrupación de estas hojas en sub-

géneros dentro del género *Cordaites* (Meien 1964), y algunas formas gondwánicas han sido referidas a dos de los cuatro subgéneros establecidos.

En las tafofloras paleozoicas de Argentina suelen hallarse restos de hojas que han sido asignados ya sea a uno u otro género. En la lista siguiente respetaremos el criterio de los autores.

Especies argentinas:

1) *Cordaites* cf. *borassifolius* Bgt. Carbónico, San Juan.
2) *C. (Noeggerathiopsis) hislopi* Bunbury. Pérmico de Santa Cruz y Chubut.
3) *Noeggerathiopsis cuneata* (Kurtz). Carbónico. San Juan.
4) *N. hislopi* (Bunbury) Feistmantel. Pérmico de San Luis y Bs. Aires.
5) *N. hislopi* var. *euryphylloides* Kurtz, Pérmico, San Luis.
6) *N. hislopi* var. *subrhomboidalis* Feistmantel, Pérmico, San Luis.
7) *N.* sp. Triásico de Mendoza; Carbónico de San Juan.

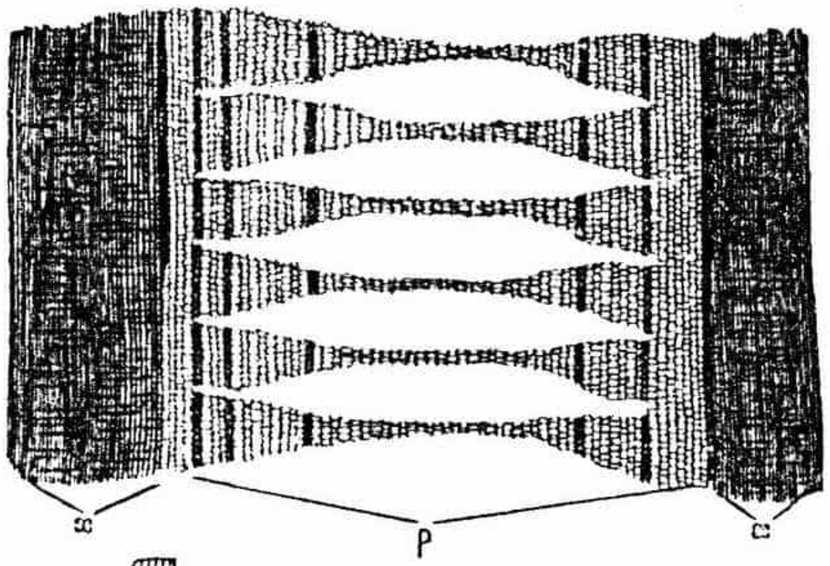
INFLORESCENCIAS

Cordaianthus Grand 'Eury 1877. Estructuras de eje largo (hasta 30 cm) costado y delicado, llevando bilateralmente ya sea:

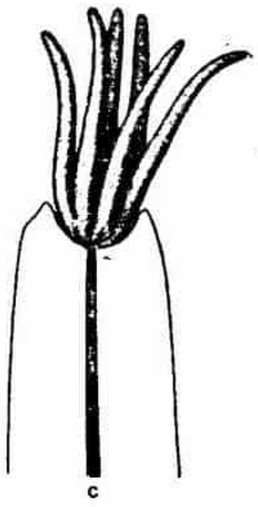
a) microstróbilos alternos a subopuestos sostenidos por una bráctea basal, con eje corto y grueso en el cual se insertan espiraladamente numerosas escamas estériles en la parte basal preferentemente, y microsporofilos concentrados en la parte apical

LEYENDAS DE LAS FIGURAS 188-194

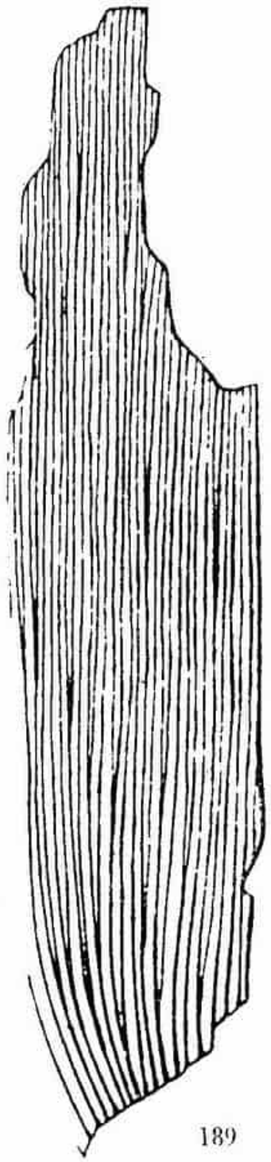
Figs. 188-194. — 188. *Cordaites brandlingii*. Carbónico de Europa. Sección longitudinal de tronco mostrando la médula tabicada (p) y el xilema (x). ca. 7 aumentos. (De Scott. 1900); 189, *Cordaites* (*Noeggerathiopsis*) *hislopi* (Bunb.) Feistmantel. Pérmico, Gondwana. Aspecto parcial de una hoja mostrando la venación paralela. Tamaño natural. (De Kurtz, 1895); 190, *Cordaianthus penjonii* Renault. Paleozoico Superior de Europa. Parte distal del microesporofilo con 6 sacos polínicos erectos y su haz vascular (c). ca. 17 aumentos. (De Florin: 1951); 191, Semilla de *Eucrospermum opimum* Feruglio. Pérmico. Chubut. (De Feruglio, 1946). Algo ampliado; 192, Semilla de *Cordaicarpus gutbieri* Geinitz. Carbónico de Europa. Tamaño natural. (De Graud' Eury, 1877); 193, Semilla de *Samaropsis bahiensis* Millan. Pérmico, Brasil (adaptado de Millan, 1967); 194, *Cordaianthus pseudofruitans* Kidston. Carbónico de Europa. Detalle de una flor femenina mostrando una bráctea de sostén, escamas ovulíferas y óvulos pedunculados algo recurvados. × 2.6. (De Florin, 1951).



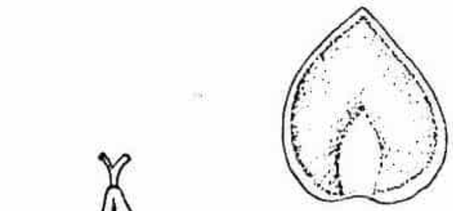
188



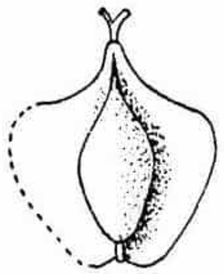
190



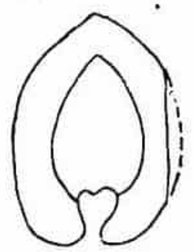
189



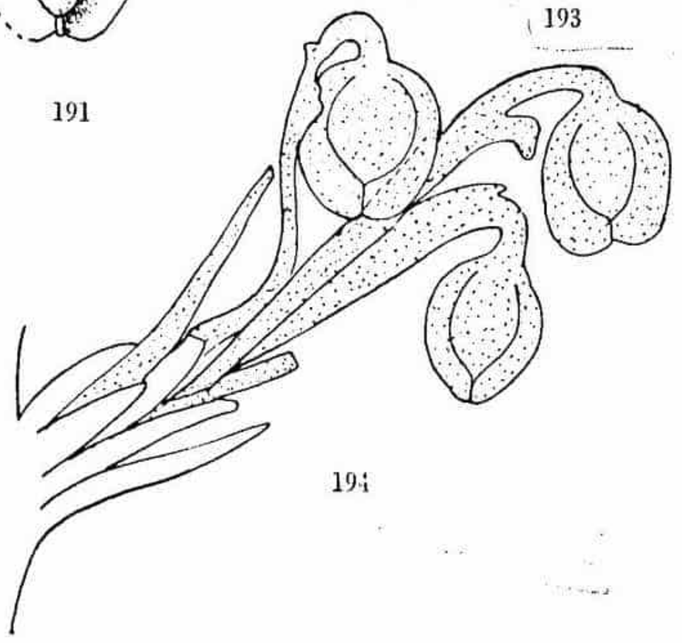
192



191



193



194

con preferencia. Microsporofilos apicalmente truncados o emarginados, llevando terminalmente grupos de 4-6 sacos polínicos erectos, cilíndricos, fusionados en la base, con dehiscencia longitudinal. Granos de polen grandes, elipsoidales, con una vesícula aerífera ecuatorial y una abertura en el polo distal y ocasionalmente una marca trilete en el polo proximal. (Fig. 190).

b) Megastróbilos alternos u opuestos, ovalados, compuestos por un eje grueso sobre el que se disponían numerosas escamas estériles lanceoladas a lineares, y apicalmente los megasporofilos. Megasporofilos bifurcados o no, llevando apicalmente uno o más óvulos achatados, con o sin alas a los costados. Tegumento fusionado al nucelo sólo en el sector basal; cámara polínica en el ápice nucelar. En el sector micropilar del gametofito femenino se formaban dos arquegonios. Carbónico-Pérmico. Eurasia. (Fig. 194).

SEMILLAS

Cordaicarpon Geinitz 1862 (= *Cordaicarpus*). Semillas chatas, oval-circulares a ovaladas, apicalmente angostadas y redondeadas (a veces agudas), de superficie lisa con una marca basal dejada como cicatriz en el punto de fusión con el esporofilo portador. A veces, en el sector medio se desarrollaba una quilla longitudinal. En toda la periferia la semilla estaba rodeada por una quilla angosta y achatada. Carbónico Medio-Pérmico Superior. Cosmopolita. (Fig. 192).

Este tipo de semillas fue encontrado en inflorescencias femeninas de *Cordaianthus*, hecho que permite ubicarlas en esta familia. En Argentina se ha citado una especie, *Cordaicarpon patagonicum* Feruglio, en el Pérmico Inferior de Chubut (como *Cordaicarpus patagonicus*).

Semillas petrificadas que morfológicamente son similares, pero que tienen estructura interna preservada, han sido referidas al género *Cardiocarpon* (o *Cardiocarpus*).

Samaropsis Goeppert 1864. Semillas achatadas, lenticulares, de contorno oval a oval-alargado, con ápice agudo y base redondeada. Superficie lisa o finamente rugosa. Semillas rodeadas por excrescencias membranosas en forma de ala, las que se emitían bilateral y simétricamente, y que estaban interrumpidas en los sectores apical y basal. Superficie de las alas lisa o finamente estriada. Carbónico-Triásico. Cosmopolita. (Fig. 193).

En Argentina se ha descripto una especie para el Pérmico de Chubut, *Samaropsis argentina* Feruglio.

Eucerospermum Feruglio 1946. Semillas platispérmicas, obovales hasta subcuneiformes o triangular cordiformes (a veces hasta subromboidales) más anchas en la parte apical, de base redondeada o brevemente atenuada, con el cuerpo más o menos saliente, ovoide, rodeado por un margen o ala visible. La extremidad apical tenía un delgado apéndice micropilar bífido o bien dos cortas espinas laterales, divergentes y encorvadas hacia afuera en forma de ganchos. Sarcotesta probablemente carnosa. Argentina. Pérmico Inferior. (Fig. 191).

1) *Eucerospermum opimum* Feruglio, Pérmico Infreior, Chubut.
2) *E. nitens* Feruglio, Pérmico Inferior, Chubut.
3) *E. patagonicum* Feruglio. Pérmico Inferior, Chubut.

TRONCOS

Troncos petrificados con una amplia médula, tabicada o no; han sido descriptos con el nombre genérico de *Cordaites*, y pertenecen a esta familia. Sin embargo, se han establecido géneros para leños, de los cuales *Dadoxylon* es el más importante. Probablemente, parte de los *Dadoxylon* representa verdaderas Cordaitáceas, pero otros grupos vegetales coetáneos presentaban asimismo leños de estructura similar, como las Progimnospermópsidas o las Coníferas. Por ello, no todas las especies de *Dadoxylon* son Cordaitáceas.

Dadoxylon Endlicher 1847. Leño primario endarco, pasando normalmente a leño secundario. Leño ancho, con paso gradual y paulatino de traquéidas con engrosamientos espiralados (leño primario) a engrosamientos escalariformes y aún punteadas (punteaduras areoladas). En el leño secundario pueden o no observarse anillos de crecimiento diferenciados. Traquéidas más desarrolladas con una o más hileras longitudinales de punteaduras areoladas alternas (tipo Araucarioide) en las paredes radiales. Rayos medulares 1-5 seriados, de 1 a más de 50 células de altura. Campos de cruzamiento con 1 a 10 poros. Células parenquimáticas en el leño, lisas, sin engrosamientos. Devónico Superior-Pérmico. Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Dadoxylon* cf. *angustum* Felix. Pérmico. Islas Malvinas.
2) *D. bakeri* Sew. y Walton, Pérmico, Islas Malvinas.

3) *D. lafoniense* Halle, Pérmico, Islas Malvinas.

4) *D. (Araucarioxylon) pseudoparenchymatosum* Gothan, Terciario, Islas Seymour y Tierra del Fuego.

5) *D.* sp. Pérmico, La Rioja.

Existen numerosas especies de *Dadoxylon*, muchas de las cuales quizás no sean Cordaitáceas por no tener médula desarrollada. Ciertos autores proponen una separación artificial de estos leños, dejando este nombre genérico para representantes paleozoicos y denominan *Araucarioxylon* a los representantes mesozoicos. Esta práctica se halla muy difundida, pero no tiene ningún aval botánico.

Otros géneros relacionados son *Mesoxylon*, *Caenoxylon*, *Pitys*, etc. El género *Callixylon* que se agrupaba junto a éstos, ha pasado ahora a las Progimnospermópsidas por haberse hallado ejemplares conectados orgánicamente a frondes de *Archaeopteris*.

Orden CONIFERALES

Las Coníferas suelen ser plantas arborescentes, a veces arbustivas, con ramificación típicamente monopodial, alcanzando alturas notables (100 m). Frecuentemente constituyen poblaciones boscosas casi puras. Las ramificaciones de segundo o mayor orden pueden ser bilaterales (lo cual da un aspecto aplanado al conjunto) o bien espiraladas (conformando en tal caso copas más espesas). En las coníferas hallamos dos tipos de ramas: las cortas, de crecimiento limitado (o braquiblastos) y las normales, de crecimiento ilimitado (auxiblastos). Las hojas pueden disponerse en forma decusada o helicoidal y pueden ser desde escuamiformes hasta grandes, lanceoladas, de amplio limbo *(Agathis)*. Son plantas en general perennifolias (o sea de que no pierden las hojas al cambiar las estaciones del año). La cutícula epidérmica suele ser gruesa y los estomas son siempre haplocélicos, distribuyéndose en una o en ambas epidermis. Algunas coníferas pueden presentar hojas de dos tipos en un mismo individuo, o sea de que tienen dimorfismo foliar.

Los troncos, anatómicamente tienen semejanza con los otros órdenes de esta clase. Son picnoxílicos, con médula reducida, escasa corteza y gran desarrollo de tejido leñoso. Las traquéidas y los rayos medulares presentan diferentes tipos de puntuaciones y engrosamientos

que suelen caracterizar familias o géneros. Algunas coníferas presentan asimismo canales resiníferos dentro del tejido leñoso.

Los estróbilos de las coníferas son unisexuados y estructuralmente han derivado a partir de estróbilos primitivos de las Cordaitales. Los estróbilos masculinos o microstróbilos poseen un eje central cubierto (espiraladamente o decusadamente) por microsporofilos de simetría radial o bilateral, que llevan desde 2 hasta más de 10 sacos polínicos. Los microstróbilos pueden estar agrupados a su vez sobre ejes primarios. Los granos de polen son de dos tipos en este orden: vesiculados o no. Los granos vesiculados, comunes a ciertas familias, pueden presentar desde 1 a 3 vesículas aeríferas (esta última cifra se conoce sólo en algunos representantes de las Podocarpáceas). Los granos sin vesículas, pueden ser subesféricos o elipsoidales y presentan distintos tipos de marcas o zonas germinativas.

Los megastróbilos puede estar agrupados o pueden estar aislados. Generalmente son estructuras compactas, (piñas) aunque en algunos casos son estructuras muy reducidas (a un solo óvulo). Cada megastróbilo está compuesto por un eje central en el que se insertan (espiraladamente o decusadamente) escamas o brácteas estériles (o escamas tectrices) y escamas ovulíferas (o escamas ligulares); estas estructuras tienen diferentes formas y pueden relacionarse mediante fusión incipiente o pronunciada. Actualmente, se interpreta el conjunto bráctea-escama ovulífera como una flor y por lo tanto las piñas serían en rigor un conjunto de flores modificadas a través del tiempo, o sea que los conos son homologables a una inflorescencia.

Los primeros representantes del orden aparecieron en el Período Carbónico. En América del Sur, y por extensión en el Gondwana, las primeras coníferas aparecieron en los estratos basales del ciclo sedimentario gondwánico, datados en el Carbónico más alto y en el Pérmico Inferior.

Las Coníferas suelen vivir actualmente en climas o zonas templadas a frías, húmedas, desde llanuras a nivel del mar hasta zonas montañosas relativamente altas. En muchos casos, constituyen el elemento arborescente que alcanza las alturas mayores en las laderas de las montañas.

Muchas familias de este orden viven en la actualidad, y algunas tienen numerosos géneros. De todas las Gimnospermas, este orden es el que aún tiene verdadera importancia en ciertas asociaciones florísticas y es el único que ha podido resistir en competencia el advenimiento de las Angiospermas. Existen, sin embargo, algunas familias que se han extinguido, y que han tenido un importante papel en las asociaciones del Paleozoico más alto y especialmente en el Mesozoico.

Familia LEBACHIACEAE Florin 1938.

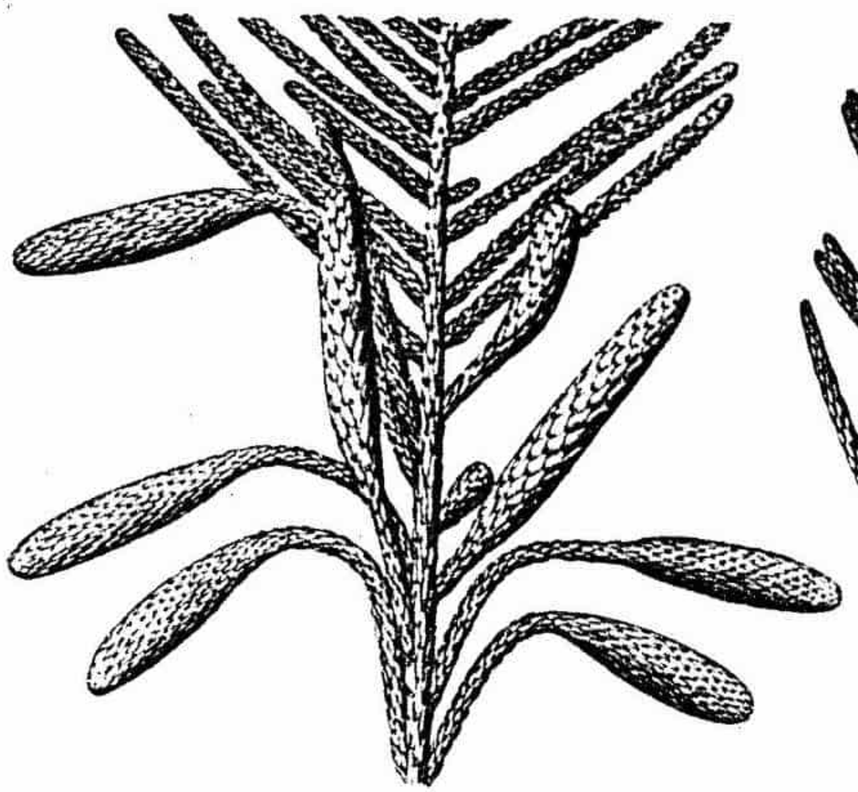
Eran pequeños árboles monopodiales, con leño de estructura similar a las Cordaitales y Araucariáceas. Las hojas eran generalmente aciculares, pequeñas, decurrentes, enteras o bifurcadas, con una sola vena que se dividía en las formas furcadas. Los conos masculinos estaban dispuestos apicalmente en las ramas de último orden, llevando sobre un eje microsporofilos dorsiventrales con dos sacos polínicos en el lado inferior. Los granos de polen tenían una sola vesícula aerífera. Los conos femeninos eran ovales a cilíndricos, con brácteas bifurcadas, dispuestas helicoidalmente, sobre el eje central, llevando axilarmente flores de simetría radial. Cada flor tenía un eje central que llevaba, en inserción espiralada, escamas estériles y un megasporofilo reducido que portaba apicalmente un óvulo bilateral, recto o invertido. Las semillas eran platispérmicas y tenían alas delgadas.

Los representantes mejor conocidos son holárticos (Carbónico Superior-Pérmico). Formas Gondwánicas, aún no bien caracterizadas han vivido en esos mismos períodos.

Lebachia Florin 1938. Pequeños árboles monopodiales, con ramas de primer orden dispuestas en verticilos y ramas de segundo orden, bilateralmente. Ramas cubiertas por hojas insertadas espiraladamente; hojas cortas, aciculares, adpresas en la base, abiertas distalmente, de ápices enteros o bifurcados, anfistomáticas; estomas dispuestos en dos bandas por superficie. Microstróbilos elípticos, simples, péndulos, con un eje que llevaba en espiral microsporofilos peltados con dos sacos polínicos; granos de polen oval-circulares, con una vesícula que envuelve casi todo el cuerpo, dejando libre el sector distal con una marca germinativa. Conos femeninos cilíndricos o elípticos, compactos, suberectos, ubicados en los extremos de las últimas ramificaciones. Eje central llevando brácteas en inserción espiralada, que sustentaban numerosas escamas estériles aciculares.

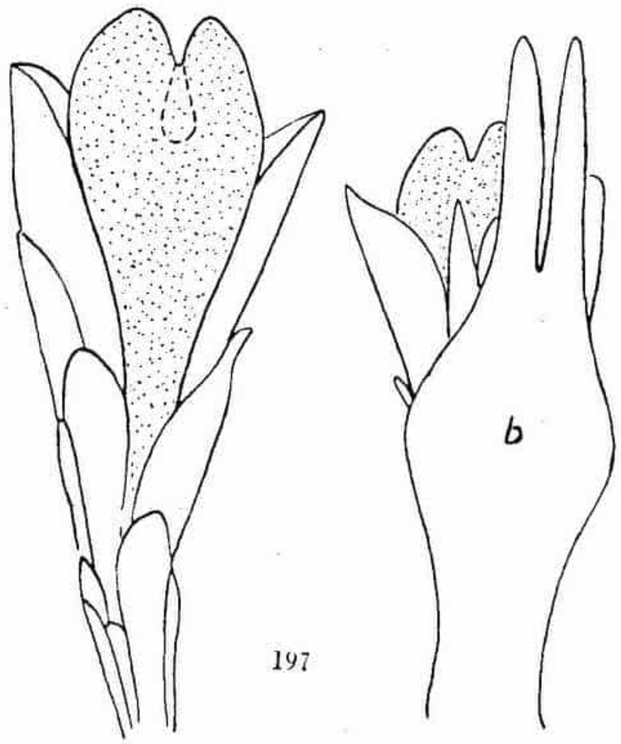
LEYENDAS DE LAS FIGURAS 195-198

Figs. 195-198. — 195, *Lebachia piniformis* (Schloth.) Florin var. *solmsii* Florin. Carbónico. Europa. Reconstrucción de una rama mostrando conos masculinos péndulos y conos femeninos erectos, dispuestos terminalmente. ca. 1.5 aumentos. (De Florin, 1951); 196, *Paranocladus ? fallax* Florin. Carbónico Superior-Pérmico de Gondwana, reducido a ca. 1/3. (De Florin, 1951); 197, *Lebachia piniformis*. Dos vistas de flor uniovulada mostrando la bráctea bífida (b). × 10 y × 8.5 respectivamente. (De Florin, 1951); 198, Granos de polen de *Lebachia piniformis* y cf. *Ullmania bronnii* Goepp. Carbónico y Pérmico de Europa, respectivamente (× 200 y × 400 resp.). (De Florin, 1951).

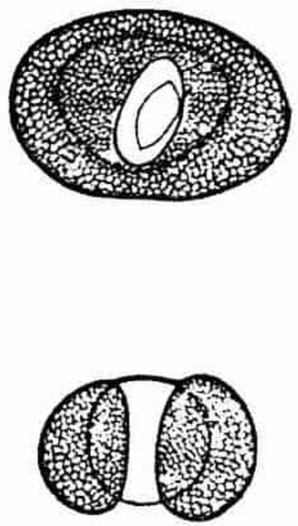


195

196



197



198

por encima de las cuales aparecían las escamas fértiles bifurcadas que sustentaban generalmente un óvulo. Carbónico Superior-Pérmico. Eurasia y Africa del Norte. (Hay citas para el Rético y hasta Liásico de Asia Menor). (Figs. 195, 197, 198).

Otros géneros afines en tafofloras nórdicas son *Ernestiodendron* y *Walchia*.

En tafofloras gondwánicas conocemos partes vegetativas de coníferas pérmicas, algunas con estructura epidérmica foliar conservada y que provisoriamente son referidas a esta misma familia.

Paranocladus Florin 1940. Plantas leñosas con fuertes ramas irregularmente divididas, llevando hojas homomórficas adpresas, escuamiformes, en inserción espiralada. Estomas en ambas epidermis, formando bandas, en general orientados longitudinalmente, sin presentar células anexas comunes a dos aparatos contiguos. Paredes anticlinales de las células, rectas. No se conocen papilas o pelos. Pérmico Inferior. América del Sur. (Lám. XIX fig. 1; Fig. 196).

Especies argentinas:

1) *Paranocladus ? fallax* Florin, Pérmico de San Luis y La Rioja.
2) *P. ? hallei* Feruglio, Pérmico Inferior de Chubut.

Este género fue establecido por Florin para restos procedentes de Brasil, que tenían la cutícula preservada. Los especímenes argentinos provisoriamente se incluyen en este género. Para el Pérmico de Australia e India, Florin ha definido el género *Walkomiella*, que morfológicamente es muy similar a *Paranocladus*, pero que difiere en la estructura epidérmica.

Familia VOLTZIACEAE Arnold 1947.

Eran plantas arborescentes de las que se conocen bien las partes vegetativas y las estructuras femeninas. Vivieron desde el Carbónico y hay citas (dudosas) de su existencia en el Cretácico Inferior. Esta familia puede considerarse como artificial en el sentido que le dan casi todos los autores, dada la notable diferencia que existe entre algunos géneros que la integran.

Voltzia Brongniart 1828. Ramas llevando hojas de dos tipos, las basales cortas y agudas, adpresas, las distales más largas y de base ancha, apicalmente angostadas, con 4-5 venas. Conos femeninos robustos, laxos, llevando escamas redondeado-ovaladas, en inserción espiralada; escamas ovulíferas distalmente ensanchadas y lobuladas. Semillas dispuestas sobre la escama en el sector laminar no inciso, en número de dos a cinco. Carbónico-Triásico de Eurasia e India (?).

Otro género que se asigna a esta familia es *Ullmannia* (Carbónico Superior-Pérmico) que se caracteriza por las escamas ovulíferas redondeadas y soldadas en un solo limbo, las que sostienen un solo óvulo invertido. Los granos de polen de los conos masculinos son bivesiculares. También se asigna a esta familia otros géneros mesozoicos como *Swedenborgia* (Triásico Superior-Jurásico), *Schizolepis* (Pérmico Superior-Cretácico Inferior), *Pseudovoltzia* (Pérmico) (fig. 199), etc.

Familia PODOZAMITACEAE Nemejc 1950.

Esta familia vivió exclusivamente en el Mesozoico y se la conoce en base a hojas y escamas ovulíferas.

Podozamites A. Braun 1843. Ramas llevando hojas cortamente pecioladas, en inserción espiralada; hojas grandes, ovales, lanceoladas, con el ancho máximo más cerca de la base, hacia la que se angostan bruscamente; venas paralelas, dos en la base, que repetidamente se dicotomizan en le limbo. Cutícula delicada con células de paredes rectas, hipostomáticas, con estomas formando hileras entre los sectores venosos. Triásico-Cretácico. Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Podozamites elongatus* (Morris) Feistmantel, Triásico de Neuquén, Mendoza.
2) *P. lanceolatus* (Lindley et Hutton) Braun, Triásico de Mendoza.
3) *P.* aff. *gracilis* Arber, Jurásico, Santa Cruz.
4) *P.* sp. Cretácico de Santa Cruz.

Cycadocarpidium Nathorst 1886. Conos femeninos laxos, en los extremos de las ramas, con brácteas desarrolladas en forma de hojas oval-lanceoladas y ralas venas, paralelas a los márgenes, ramificadas en la base. En la base, pequeñas escamas ovulíferas (generalmente 2, a veces más), triangulares, planas, con un óvu-

lo en cada una; óvulos aovados, curvados hacia la base, colgando de las escamas. Triásico Superior-Liásico. Cosmopolita. (Lám. XVII, fig. 2; Fig. 200).

Especies argentinas:

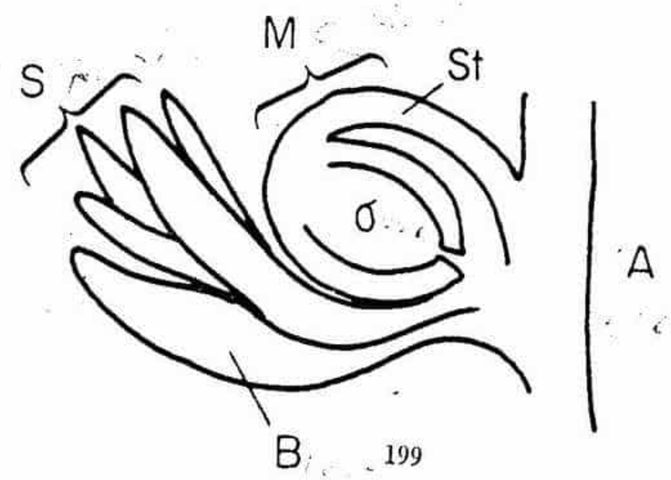
1) *Cycadocarpidium andium* Frenguelli. Triásico, Mendoza.
2) *C. majus* (Wieland) Frenguelli. Triásico, Mendoza.
3) *C. minus* (Wieland) Frenguelli. Triásico, Mendoza.

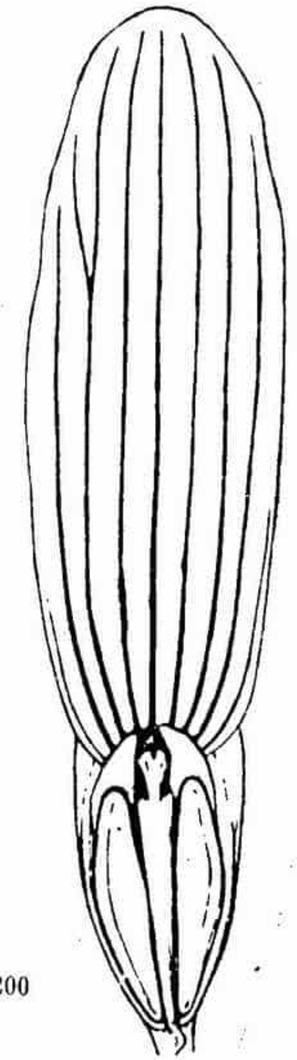
Estas especies argentinas, difieren de las demás conocidas en que no se ha observado la presencia de verdaderas escamas ovulíferas; sólo se ven las brácteas y los óvulos. Este hecho, ha incidido para que Florin (1953) considerase como dudosos a los representantes sudamericanos. La asociación de las brácteas ovulíferas con hojas de *Podozamites* en estratos coetáneos, permite suponer que los restos argentinos pertenecen a la familia.

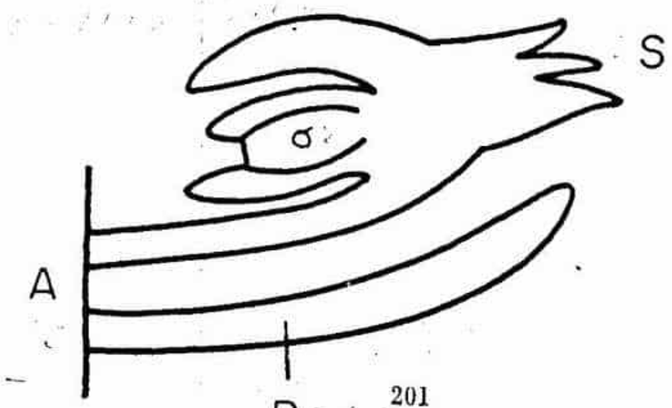
Este conjunto de hojas y brácteas ovulíferas fue considerado como perteneciente a las Cycadales durante mucho tiempo. Ultimamente, siguiendo el criterio de Seward y otros autores, y con hallazgo de buenos materiales en ciertas localidades nórdicas, puede incluirse a las Podozamitaceae dentro del orden Coniferales. Llama la atención el hecho de que en estratos del Triásico y Liásico, suelen hallarse ambos géneros asociados con frecuencia, mientras que en sedimentos más modernos, sólo se encuentran hojas de *Podozamites* pero no brácteas del tipo *Cycadocarpidium*; se sospecha que este tipo de fructificación no pasó del Liásico y que las hojas más modernas ya tenían conos o brácteas ovulíferas de otro tipo aún no precisado.

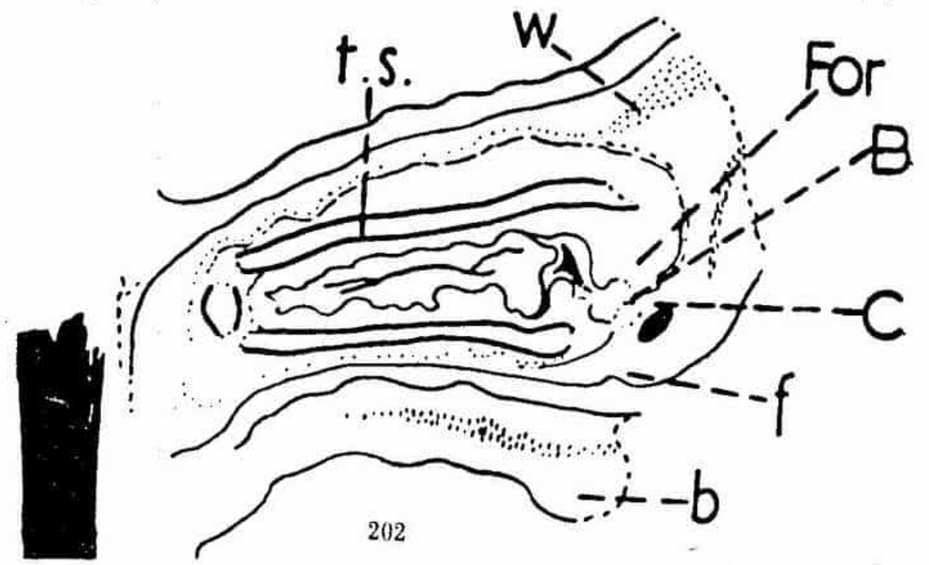
LEYENDAS DE LAS FIGURAS 199-202

Figs. 199-202. — 199, *Pseudoroltzia* sp. Pérmico de Europa. Corte de una flor mostrando la bráctea (B), escamas (s), megaesporofilo (M) compuesto por un pie (st) y óvulo (o); eje de la flor: A.; 200, *Cycadocarpidium andium* Frenguelli. Triásico, Argentina. Reconstrucción de flor biovulada. × 5.5 (De Frenguelli, 1941); 201, *Tomaxellia biforme* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Reconstrucción de una flor, mostrando la bráctea (B), escama ovulífera (s) y óvulo (o). A: eje de la flor. (De Archangelsky, 1968); 202, *Pararaucaria patagonica* Wieland. Jurásico, Argentina. Sección longitudinal de una flor. For: foramen de semilla en la zona de implantación; ts: capa pétrea de la testa; w: tejido de las alas de la testa; b: bráctea; B: base de la semilla. (Muy ampliado). (De Calder, 1953).









Familia CHEIROLEPIDIACEAE Hirmer et Horhammer 1934.

Esta es también una familia exclusivamente mesozoica. Se conocen los distintos órganos ya sea por asociación o por conexión orgánica.

Fueron plantas leñosas con ramas densa y espiraladamente cubiertas por hojas uninervadas, desde escuamiformes hasta lineal-alargadas; el mesófilo de la lámina era grueso y las hojas eran anfistomáticas. Los conos masculinos se disponían ya sea lateralmente o apicalmente en las ramas; eran ovales con pequeños microsporofilos que llevaban 2 o más sacos polínicos. Los granos de polen eran subesféricos con un poro distal (leptoma) y a veces con una marca proximal triradiada; poseían una típica banda ecuatorial de endoestrías (estos granos de polen se conocen con el nombre de *Classopollis* y tienen una dispersión ecuménica). Los conos femeninos se disponían terminalmente sobre ramas; estaban compuestos por un eje central, cubierto espiraladamente por brácteas y escamas ovulíferas, fusionadas en distinto grado y que incluian 1 ó 2 óvulos invertidos. El tegumento, nucelo y membrana del megasporo se hallaban cutinizados.

A esta familia se asignan varios géneros. El típico es:

Cheirolepidium Takhtadzhan 1956 (= *Cheirolepis* Schimper 1870, non Boissier). Plantas leñosas con ramas llevando espiraladamente hojas escuamiformes, decurrentes. Hojas hipostomáticas; estomas formando hileras bastante definidas. Células epidérmicas subrectangulares a cuadradas, a veces algo alargadas. Estomas dicíclicos, con células oclusivas algo hundidas. Microstróbilos ovales u ovados, llevando 12-16 microsporofilos a veces peltados; cada microsporofilo llevando 2 (a más ?) sacos polínicos. Escamas ovulíferas con 6 lóbulos distales incluyendo un óvulo invertido. Triásico Superior-Cretácico Inferior ? Eurasia, USA (?).

Tomaxellia Archangelsky 1963. Plantas leñosas con ramificación hasta de un cuarto orden. Hojas decurrentes, insertadas espiraladamente, homomórficas (largas) o dimórficas (largas y cortas). Las hojas largas eran angostas, de ápice agudo, anchas en el sector decurrente, romboidales en sección transversal, con los ángulos laterales agudos. Cutícula gruesa, anfistomática; en la cutícula inferior los estomas irregularmente distribuidos, sin orientación preferida en el sector basal, formando bandas irregulares en la mitad de la lámina. En la cutícula superior los estomas generalmente formando dos bandas desde la base hasta cerca del ápice. Estomas orientados en forma oblicua, longitudinal, a veces transversal; hileras de estomas mal definidas dentro de

las bandas. Estomas en una hilera generalmente separados, a veces en contacto. Células epidérmicas entre bandas estomáticas y en los márgenes, alargadas, rectangulares. Estomas mono a dicíclicos; aparato oval a circular con células de cierre hundidas, rodeadas de 4-5 células subsidiarias. Hipodermis cutinizada. Conos femeninos ubicados en los extremos de las ramas, ovales a elípticos, con eje central llevando brácteas y escamas ovulíferas en una compacta espiral. Cutícula de las brácteas con estomas en un lado. Escamas ovulíferas separadas de las brácteas hasta casi la base, lobuladas distalmente y cutinizadas; cutícula llevando estomas de un solo lado. Cada escama lleva dos óvulos. Tegumento, nucelo y membrana del megasporo cutinizados. Escama, al madurar, se separaba del cono y de la bráctea. Estomas de las brácteas y escamas similares a los estomas de las hojas. Conos masculinos pequeños, ovales, insertados en los ápices o lateralmente en las ramas, llevando grupos de sacos polínicos subesféricos (sobre microsporofilos muy reducidos ?). Polen preservado en tetradas, del tipo *Classopollis*. (Lám. XVIII; Fig. 201).

Este género se conoce sólo del Cretácico Inferior de Argentina con dos especies *Tomaxellia degiustoi* y *T. biforme*, esta última hallada con los conos masculinos y femeninos en conexión orgánica.

Existen otros géneros que pueden pertenecer a esta familia, y que han sido definidos en base a órganos dispersos (fundamentalmente conos femeninos): *Hirmeriella, Indostrobus*, etc. En la Formación La Matilde, Jurásico Medio de Santa Cruz (zona de los Bosques Petrificados) se han descripto petrificaciones de un cono femenino que puede ser referido provisoriamente a esta misma familia.

Pararaucaria Wieland emend. Calder 1953. Conos femeninos ovoides, cortadamente pedicelados. Brácteas insertadas espiraladamente en un eje, conspicuas, cada una llevando una escama ovulífera de mayor tamaño, pero separada de la bráctea en casi toda la extensión; escamas ovulíferas llevando generalmente un óvulo invertido. Semillas aladas, separándose de la escama al madurar; testa con una capa pétrea interna. Eje del cono delicado, con médula central. Haz vascular de la bráctea y escama ovulífera simple en la base, ramificándose hacia afuera. Jurásico Medio-Superior de Argentina. (Lám. XVII, fig. 5; Fig. 202).

La única especie es *Pararaucaria patagonica* y procede de la provincia de Santa Cruz.

Familia ARAUCARIACEAE Strasburger 1872.

Esta importante familia tiene actualmente una distribución austral casi exclusivamente y está representada por dos géneros *(Araucaria* y *Agathis)* que tienen unas 35 especies. En el pasado geológico, las Araucariáceas tenían una distribución más amplia conociéndose también para el hemisferio Norte. El nombre de la familia proviene de Arauco, región chilena origen de la especie tipo *Araucaria araucana.*

Las Araucariáceas son y han sido plantas arborescentes con hojas aciculares, escamosas o aplanadas. Los conos masculinos presentan numerosos microsporofilos espiralados, distalmente expandidos o ensanchados; los sacos polínicos son numerosos, alargados y generalmente libres. Los conos femeninos terminales sobre ramitas cortas son grandes, subesféricos, que al caer se deshacen fácilmente. Las brácteas y las escamas ovulíferas se hallan soldadas y pueden o no tener expansiones laterales aliformes. Hay un solo óvulo por escama, que mira con la micrópila hacia la base. En *Araucaria* el óvulo se desarrolla inmerso en la escama ovulífera, mientras que en *Agathis*, está libre, con la base apenas adherida.

Los granos de polen son subesféricos y no tienen vesículas aeríferas; presentan discretas esculturaciones. Los troncos tienen leño picnoxílico y las traquéidas presentan puntuaciones areoladas multiseriadas y alternas en las paredes radiales (tipo araucarioide).

Los primeros representantes de la familia se citan para el Pérmico de Francia, pero recién en el Triásico hallamos restos que se asignan con certeza a las Araucariáceas (escamas ovulíferas), tanto en el hemisferio Norte como en el Austral.

Araucaria Jussieu 1789. Arboles altos; corona alta con ramas verticiladas. Hojas anchas, coriáceas, paralelinervadas, falcadas, tetrangulares o aplanadas. Microstróbilos cilíndricos, grandes, con numerosos microsporofilos insertados espiraladamente sobre un eje central, llevando 6-20 sacos polínicos libres; granos de polen con una zona germinativa, de contorno subcircular, y la exina tiene dos capas, la externa granulada, Conos femeninos apicales, globosos, cortamente pedunculados. Escama ovulífera soldada casi íntegramente con la bráctea, libre o manifiesta sólo distalmente (lígula); el conjunto tiene un contorno cuneiforme con o sin ala membranosa o leñosa, terminando en un apéndice notable. Los óvulos inmersos en la escama ovulífera están invertidos. Las semillas se hallan fuertemente engrosadas. Jurásico Medio-Actual. Cosmopolita. (Lám. XVIII, fig. 3; Lám. XIX, fig. 4).

En este género se han incluido diferentes órganos que se hallan dispersos en los sedimentos, y que presentan similitud con los representantes vivientes. Los conos femeninos petrificados son quizás los órganos que con mayor seguridad pueden asignarse al género. Los paleobotánicos frecuentemente usan le nombre genérico *Araucarites* Presl 1838 para estos restos (Pérmico-Terciario) subrayando con ello la afinidad con el género viviente, pero dejando en reserva la falta de conocimientos sobre las otras partes de la planta. Este criterio es preferible, y de la misma manera ha sido utilizado en otros grupos vegetales *(Ginkgo-Ginkgoites, Gleichenia-Gleichenites,* etc.). Una segunda línea de evidencias permitiría usar el nombre del género viviente quizás con mayor seguridad. *Araucarites* se ha utilizado para designar improntas o petrificaciones de ramas, conos y también para las escamas ovulíferas dispersas (fig. 203). En la literatura argentina se han usado indistintamente ambos nombres genéricos.

1) *Araucaria grandifolia* Feruglio. Cretácico Inferior, Santa Cruz (hojas).
2) *A. mirabilis* (Spegazzini) Florin. Jurásico, Santa Cruz(conos femeninos petrificados).
3) *A. nathorstii* Dusen. Terciario, Río Negro (hojas con cutícula).
4) *A. pichileufuensis* Berry, Terciario de Río Negro (hojas).

---

1) *Araucarites baqueroensis* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz (escamas ovulíferas).
2) *A. cutchensis* Feistmantel, Jurásico, Península antártica (escamas ovulíferas).
3) *A. minimus* Archangelsky, Cretácico Inferior. Santa Cruz (escamas ovulíferas).
4) *A. patagonica* Kurtz, Cretácico Superior, Santa Cruz (escamas ovulíferas).
5) *A. sanctaecrucis* Calder, Jurásico de Santa Cruz (petrificaciones de ramas con hojas).

Araucarioxylon Kraus 1870. Leños petrificados, con anillos de crecimiento estacional poco desarrollados; faltan el parénquima leñoso, traquéidas en los rayos medulares y canales resiníferos. Las traquéidas presentan puntuaciones en las paredes radiales. que son arcoladas, subcirculares o poligonales, uni o multiseria-

das y alternas (tipo araucarioideo) ; faltan los engrosamientos espiralados. Poros en los campos de cruzamiento grandes y numerosos, subcirculares hasta poligonales. Paredes horizontales y transversales de las células que componen los rayos medulares, lisas. Carbónico-Mesozoico. Cosmopolita.

Especies argentinas:

1) *Araucarioxylon doeringii* Conwentz, Terciario de Río Negro.
2) *A.* sp., Triásico y Jurásico de Mendoza.

Este tipo de leño petrificado es muy común en depósitos mesozoicos de todo el mundo. Si bien las Araucariáceas vivientes presentan este tipo de leño (distinto al leño de las demás familias actuales), existen grupos fósiles de otras familias y aún órdenes que también lo presentan. Es por lo tanto un género artificial y se incluye aquí provisoriamente.

Numerosos conos masculinos, algunos pertenecientes a esta familia, se conocen asimismo en estratos mesozoicos. Los conos masculinos de las Coníferas, cuando no pueden vincularse a alguna familia con certeza, suelen recibir el nombre genérico de *Masculostrobus*. En Argentina, se ha descripto una petrificación de Santa Cruz (Jurásico), *Masculostrobus altoensis* Menéndez, que con toda probabilidad pertenece a las Araucariáceas por los granos de polen subesféricos y lisos, y el tamaño de los conos. Recientemente se restringió el uso de este nombre para conos masculinos que llevan polen no vesiculado.

Familia PODOCARPACEAE Neger 1907.

Esta familia es la más representativa del orden para el Hemisferio Austral. Tiene 7 géneros y más de 130 especies, algunas de las cuales habitan en América del Sur. Los dos géneros más importantes son *Podocarpus* y *Dacrydium*, presentes en la flora de Argentina.

Las Podocarpáceas pueden ser plantas arborescentes o arbustivas. Las ramas llevan hojas muy variables; pueden ser de limbo amplio con numerosas venas, o bien escuamiformes; pueden ser lineales y achatadas o bifaciales, en un solo plano, o bien ser tetragonales en sección transversal. En general se insertan de manera espiralada, pero se conocen algunas especies con hojas opuestas, decusadas.

Los conos masculinos pueden disponerse en grupos o ser simples, terminales o laterales. Los microsporofilos llevan siempre 2 sacos polínicos. Los granos de polen son bisacados en general, pero en los géneros *Pherosphaera*, *Microcachrys* y en la sección *Dacrycarpus* del género *Podocarpus*, tienen tres vesículas aeríferas (Lám. XIX, fig. 5). En el género monotípico *Saxegothaea* (que vive en Argentina austral y Chile), no tienen vesículas aeríferas.

Existe una notable variación en los conos femeninos, que va desde un estado estrobilar compuesto, hasta una total reducción a un solo óvulo por cono. Las flores femeninas o complejos semilla-escama (según la denominación dada por Florin) se componen de un eje rudimentario, un megasporofilo con un óvulo terminal erecto o invertido y una escama estéril distal. En *Pherosphaera* y *Phyllocladus* lo único que queda de las flores son simples óvulos erectos, subterminales sobre ejes marcadamente reducidos. En los demás casos, la parte estéril de las flores se asienta debajo del óvulo y se repliega sobre el mismo conformando una estructura de protección llamada "epimacio", que en el género *Podocarpus* se fusiona con el tegumento del óvulo.

El registro fósil de la familia se remonta al Jurásico (y hay citas para sedimentos triásicos) período éste en que comenzaron a diversificarse. La etapa de máximo desarrollo y diversificación parece haber acaecido a fines del Jurásico y a comienzos del Cretácico, épocas éstas en que dominaron en las asociaciones paleoflorísticas australes. Su abundancia se perpetuó aún durante el Cretácico alto y también Terciario, pero ya en este período las Angiospermas representaban el rol primordial.

Podocarpus L' Heritier 1807. Hojas opuestas o alternas, lineales a oval-lanceoladas, rectas o falcadas, sésiles o cortamente pecioladas, con una vena media. Hojas anfi o hipostomáticas; estomas formando bandas en la cara inferior, a veces también en la superior; estomas imperfectamente dicíclicos a dicíclicos. Células epidérmicas de paredes rectas o sinuosas. Leño con líneas de crecimiento estacional, marcadas. Traquéidas cuadradas en sección transversal, con una serie de punteaduras areoladas; parénquima leñoso difuso. Rayos uniseriados de 1-12 células de altura. Poros en los campos cruzados ovalados en leños jóvenes y taxodioides en los maduros. Paredes de las células de los rayos lisas. Granos de polen con un surco germinativo y con 2-3 vesículas aeríferas. Terciario-Actual. Hemisferio Austral. (Lám. XVII, fig. 7; Lám. XIX, fig. 5).

Especies argentinas:

1) *Podocarpus andiniformis* Berry, Terciario, Río Negro.
2) *P. dubius* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

3) *P. ? palyssiafolia* (Berry) Florin, Cretácico Inferior, Santa Cruz.

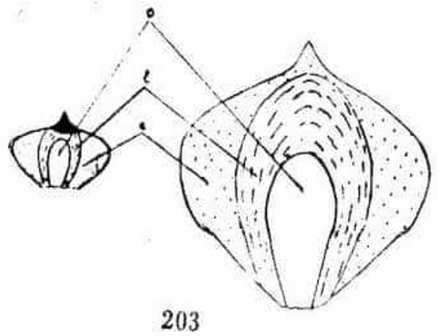
He omitido en la descripción los conos masculinos y femeninos que no se conocen aún al estado fósil. Con el nombre *Podocarpus* se han descripto hojas con cutícula, leños y granos de polen. Hay citas de polen referidas a este género para el Mesozoico Inferior a Superior en el Hemisferio Norte. Estas referencias deben tomarse con cautela hasta tanto no existan evidencias más concretas.

Trisacocladus Archangelsky 1966. Ramas llevando hojas en espiral, dispuestas radialmente o ubicadas en un solo plano, decurrentes, de márgenes enteros, largas, uninervadas. Conos masculinos cortamente pedunculados, axilares, oval-alargados; eje medio llevando microsporofilos en espiral, en ángulo recto, con una rama principal distalmente expandida en una cabeza laminar, llevando dos (o más?) sacos polínicos ovalados. Polen con tres vesículas aeríferas (tipo *Trisaccites*), de contorno ecuatorial subtriangular; exina del cuerpo lisa o foveolada, en los sacos reticulada. Conos femeninos laterales, en la axila de hojas estériles, compuestos de un eje central ancho y carnoso que lleva óvulos de manera irregular (o bilateral), erectos. Ovulos con tres membranas cutinizadas: megasporo, nucelo y tegumento. Semillas desarrollando una capa pétrea, Cretácico Inferior. Santa Cruz. (Fig. 205).

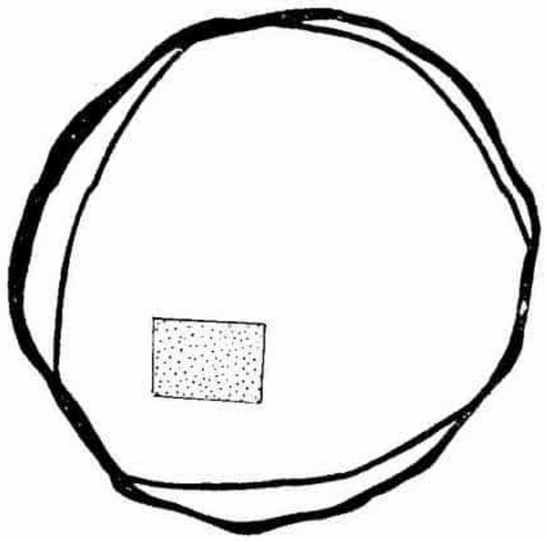
Se ha descripto sólo una especie, *Trisacocladus tigrensis*. Sin embargo, algunas especies referidas al morfogénero *Elatocladus* son similares en su morfología. Por otra parte, los granos de polen del tipo *Trisaccites*, tienen una amplia distribución geográfica y estratigráfica: son característicos de áreas australes durante el Cretácico y parte del Terciario.

LEYENDA DE LAS FIGURAS 203-207

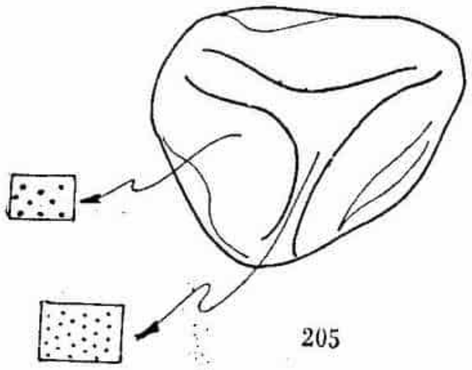
Figs. 203-207. — 203, *Araucarites minimus* Archang. y *A. baqueroensis* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Reconstrucción de dos escamas ovulíferas: *o*: óvulo; *l*: lígula; *e*: escama ovulífera. Tamaño natural. (De Archangelsky, 1966); 204, Grano de polen de *Apterocladus lanceolatus* Archang. Cretácico, Santa Cruz. 1100 aumentos. (De Archangelsky, 1966); 205, Grano de polen de *Trisacocladus tigrensis* Archang. Cretácico. Santa Cruz. 1100 aumentos. (De Archangelsky, 1966); 206, *Palaeotaxus rediviva* Nathorst. Triásico de Europa. *ca.* 10 aumentos. Parte distal de rama llevando óvulo terminal mucronado. (De Florin, 1951); 207, *Elatocladus heterophylla* Halle, Jurásico, Argentina. × 2/3. Dos aspectos de ramas llevando hojas escuamiformes. (De Halle, 1913).



203



204



205

206

207

Apterocladus Archangelsky 1966. Plantas leñosas; ejes laterales de penúltimo orden llevando ramas con hojas homomórficas, bifaciales, dispuestas espiraladamente pero expandidas en un solo plano. Hojas coriáceas, chatas, lanceoladas, de ápice agudo, uninervadas, con la base constreñida bruscamente. Cutícula hipostomática, con estomas formando dos bandas cerca de los márgenes, con hileras mal definidas; estomas orientados longitudinalmente, con células anexas en contacto o compartidas. Células epidérmicas en bandas estomáticas isodiamétricas, en el resto alargadas, rectangulares, formando hileras. Conos masculinos cortamente pedunculados, lateralmente insertados en las ramas, ovalados, con microsporofilos espiraladamente dispuestos, compactos, con un eje central y una cabeza distal de forma rómbica, llevando más de un saco polínico. Polen subcircular en contorno, a veces con tres vesículas aeríferas rudimentarias; exina delicada, finamente granulosa. (Lámina XVII, figs. 4, 6; Fig. 204).

Sólo se conoce una especie, *A. lanceolatus*, para el Cretácico Inferior de Santa Cruz.

Los granos de polen de este tipo se conocen ya en el Jurásico y Cretácico del Gondwana (y aún de otras regiones paleoflorísticas) y reciben el nombre de *Zonalapollenites* o *Callialasporites*.

En estratos especialmente de edad terciaria, se han descripto en las tafofloras argentinas restos de coníferas que se asignaron a géneros de Podocarpáceas y que se basaron en hojas o bien en petrificaciones de troncos. Incluimos aquí la lista específica completa:

1) *Acmopyle antarctica* Florin, Terciario, Islas Seymour.
2) *A. engelhardti* (Berry) Florin, Terciario, Río Negro.
3) *Phyllocladoxylon antarcticum* Gothan, Terciario, Tierra del Fuego.
4) *Podocarpoxylon aparenchymatosum* Gothan, Terciario, Isla Seymour.
5) *Protophyllocladoxylon cortaderitaensis* Menéndez, Triásico, San Juan.
6) *Podocarpoxylon dusenii* Krausel, Terciario, Santa Cruz.
7) *Protophyllocladus australis* Berry, Cretácico, Santa Cruz.
8) *Saxegothopsis fuegianus* Dusén, Terciario, Tierra del Fuego.

El morfogénero *Elatocladus*, tan frecuente en las tafofloras australes, según la opinión de varios especialistas, pertenece a las Podocarpáceas; especialmente sus representantes australes. Pero este tipo de

hojas, también ha sido hallado en otras regiones paleoflorísticas, y puede, por otra parte, asimilarse a otras familias. Por lo tanto, si bien lo incluimos en este grupo, lo hacemos pensando que las especies argentinas, probablemente sean todas o casi todas verdaderas Podocarpáceas; cuando se halle confirmación con estudios cuticulares o de conos masculinos y femeninos, las mismas pasarán a géneros mejor caracterizados. Por lo tanto, seguiremos la definición original dada para este género, con el sentido arriba expresado.

Elatocladus Halle 1913. Plantas profusamente ramificadas; últimas ramificaciones tienden a disponerse dísticamente; vástagos de habito radial o dorsiventral. En ramas de hábito radial, las hojas se hallan adpresas y en disposición espiralada; son cortas y falcadas; en ramas de hábito dorsiventral, las hojas se disponen en un plano, son chatas, largas y menos falcadas. Triásico-Cretácico. Cosmopolita. (Fig. 207).

Especies argentinas:

1) *Elatocladus australis* Frenguelli, Triásico, Mendoza.
2) *E. conferta* (Oldham) Halle, Jurásico, Península antártica, Chubut, Mendoza.
3) *E. heterophylla* Halle, Jurásico, Neuquén, Península antártica.
4) *E. jabalpurensis* (Feistmantel) Halle, Jurásico, Península antártica, Chubut.

Familia PINACEAE Lindley 1836.

Arboles o arbustos con ramas de un solo tipo, o bien de dos (cortas y largas). Hojas típicamente aciculares, de hasta 30 cm de largo. Microstróbilos con microsporofilos llevando dos sacos polínicos: los granos de polen pueden ser bisacados o no. Los conos femeninos pueden ser desde globosos hasta cilíndricos, con un eje central que lleva brácteas y escamas ovulíferas en inserción espiralada. Las brácteas pueden ser más pequeñas o más desarrolladas que las escamas; éstas, llevan típicamente 2 óvulos que pueden desarrollarse en semillas aladas o no.

Esta familia tiene una distribución típicamente nórdica y está representada por más de 10 géneros y unas 240 especies en la actualidad. Su antigüedad parece remontarse al Jurásico. No conocemos representantes de las Pináceas en nuestras tafofloras.

Familia TAXODIACEAE Neger 1907.

Son vegetales arbóreos con ramas en general de un tipo, a veces de dos (cortas y largas). Las hojas son monomórficas, más raramente di o polimórficas, desde linear lanceoladas, aciculares, hasta escuamiformes, uninervadas. Los microstróbilos son pequeños, apicales o laterales, aislados o reunidos en grupos. Los granos de polen poseen un poro distal o no *(Athrotaxis)* y son subesféricos; los poros pueden ser simples o bien tienen forma de excrescencias cónicas rectas o arqueadas (papila). Los conos femeninos son apicales, globosos, con brácteas y escamas ovulíferas soldadas en disposición espiralada o decusada con 2 a numerosos óvulos. Las semillas tienen o no alas.

Casi todos los géneros son nórdicos y se distribuyen en áreas relictuales de climas templado-moderados. En el Hemisferio Austral, se conoce sólo el género *Athrotaxis*, endémico de Tasmania (con 3 especies).

En Patagonia, se ha descripto una especie fósil para el Cretácico Inferior de Santa Cruz, en base a impresiones de ramas y conos femeninos por una parte, y en base a cutículas de hojas por otra: *Athrotaxis ungeri* (Halle) Florin (Figs. 208, 209). Las hojas eran pequeñas, escuamiformes, adpresas, rómbicas u ovales, helicoidalmente dispuestas. La cutícula era fuerte, con estomas en la parte superior y ocasionalmente en la inferior; los estomas no formaban hileras y estaban indistintamente orientados. Las células epidérmicas eran isodiamétricas o alargadas y formaban hileras longitudinales. Los conos femeninos eran globosos, con escamas densamente dispuestas en espiral sobre un eje central, de base cuneada y ápice espatulado.

Restos fósiles de este género se conocen también para otras provincias gondwánicas, como India.

Familia CUPRESSACEAE Neger 1907.

Son plantas arbóreas o arbustivas, con hojas opuestas o verticiladas de a tres, generalmente escuamiformes, homo o dimórficas. Los microstróbilos son pequeños, apicales o axilares, con microsporofilos decusados o verticilados y granos de polen subesféricos, con un microporo. Los conos femeninos tienen brácteas leñosas soldadas a las escamas ovulíferas, dispuestas decusadamente sobre el eje medio. Semillas con alas o bien con alas formadas por el tegumento.

Es una familia que tiene más de 15 géneros y unas 140 especies, ampliamente distribuida en ambos hemisferios. El registro fósil indica una antigüedad jurásica para la misma. En Patagonia, viven actual-

mente varios géneros: *Pilgerodendron*, *Austrocedrus*, *Fitzroya* (los gigantescos alerces).

Para Argentina se han mencionado restos de hojas y petrificaciones de madera referidas al género.

Cupressinoxylon Goeppert 1850.. Leño compacto, compuesto por traquéidas, rayos y parénquima leñoso; faltan traquéidas en los rayos, como también canales o sacos resiníferos (casi siempre). Traquéidas con puntuaciones areoladas dispuestas en 1-2 series, sin engrosamientos espiralados. Poros de los campos de cruzamiento cupresoides. Paredes horizontales y transversales de las células de los rayos medulares. lisas. Parénquima leñoso abundante, con paredes transversales lisas o nodosas.

Especies argentinas:

1) *Cupressinoxylon antarcticum* Beust. Terciario, Isla Kerguelen.
2) *C. patagonicum* Conwentz, Terciario, Río Negro.
3) *C. sp.* Cuartario, Chubut.

Otras petrificaciones de probables Cupresáceas se han descripto para el Terciario de Río Negro *(Glyptostroboxylon goeppertii* Conwentz) y para el Triásico de San Juan *(Protojuniperoxylon ischigualastensis* Bonetti). Impresiones de hojas se conocen para el Terciario de Santa Cruz y Río Negro *(Fitzroya tertiaria* Berry y *Libocedrus prechilensis* Berry).

GENEROS DE HOJAS DE UBICACION SISTEMATICA INCIERTA

Brachyphyllum Brongniart 1828 emend. Kendall 1947. Ramas de coníferas a menudo pinnadamente divididas en un plano, pero los vástagos individuales no aplastados. Hojas de inserción espiralada, naciendo desde más o menos la mitad de la base foliar que es de forma romboidal o hexagonal. Hojas, incluyendo la base foliar ancha, típicamente tan ancha como larga. Hoja formando la continuación acuminada de la base foliar. Parte libre de la hoja corta, no excediendo el ancho de la base foliar, proyectándose hacia arriba o hacia arriba y afuera, cubriendo su base foliar. Sustancia de la lámina gruesa y venación no visible. Cutícula siempre gruesa. Estomas presentes en ambas epidermis con tendencia a formar hileras que convergen hacia el ápice; estomas irregularmente orientados

en las hileras, nunca compartiendo células anexas; estomas generalmente hundidos, mono a diciclicos, con 4-6 células subsidiarias. (Lám. XIX, figs. 1, 2, 3; Figs. 210, 211, 212, 213).

Especies argentinas:

1) *Brachyphyllum brettii* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
2) *B. irregulare* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
3) *B. mirandai* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
4) *B. mucronatum* Archangelsky, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
5) *B. tigrense* Traverso, Cretácico Inferior, Santa Cruz.
6) *B.* sp. Jurásico de Santa Cruz, Chubut, Neuquén y Península antártica.

Este es un género artificial cuyos representantes pueden corresponder a varias familias de Coníferas. Otro género afín, es *Pagiophyllum*, que difiere en que el largo de las hojas es mayor y de tal manera, la parte libre siempre es más grande que la parte fija. Para nuestro país se han descripto las siguientes especies:

1) *Pagiophyllum* cf. *crassifolium* (Schenk) Halle, Jurásico, Península antártica.
2) *P. feistmantelii* Halle, Jurásico, Península antártica, Chubut.
3) *P.* sp. Jurásico de Santa Cruz y Chubut.

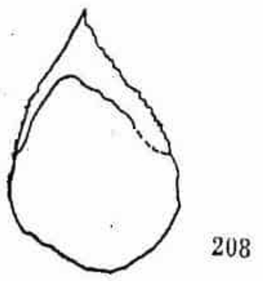
CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LAS CONIFERAS

Florin (1951) demostró *in extenso* que las Cordaitales y las Coníferales se hallan filogenéticamente vinculadas. También concibió la formación de los diferentes órganos de las Cordaitales y Coniferales aplicando el concepto de los "procesos elementales" de la teoría del

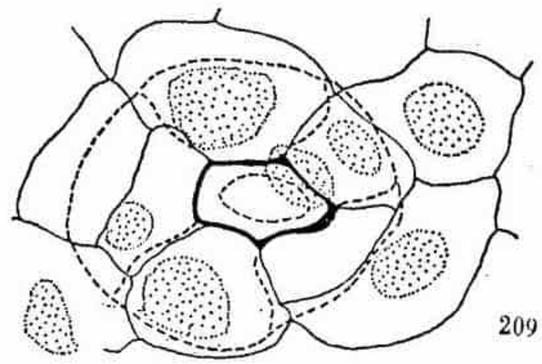
---

LEYENDA DE LAS FIGURAS 208-213

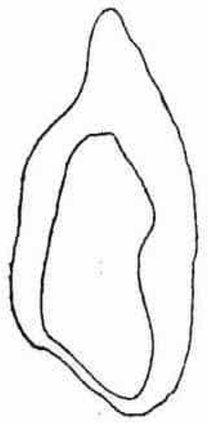
Figs. 208-213. — 208-209, *Athrotaxis ungeri* (Halle) Florin. Cretácico, Santa Cruz. Contorno de una hoja, (× 15) y detalle de estoma con corte (× 500). (De Archangelsky, 1963); 210-211-212-213, *Brachyphyllum brettii* Archang. Cretácico, Santa Cruz. Contorno de una hoja (× 15), detalle de estoma epidérmico y su corte. (× 500) y aspecto general de varias ramas (× 2), respectivamente. (De Archangelsky, 1963).



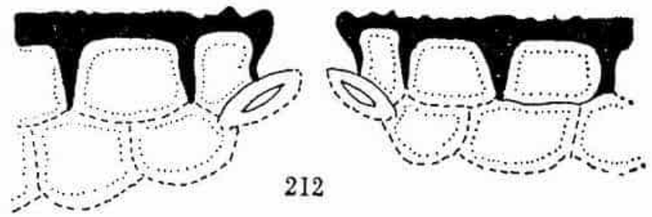
208



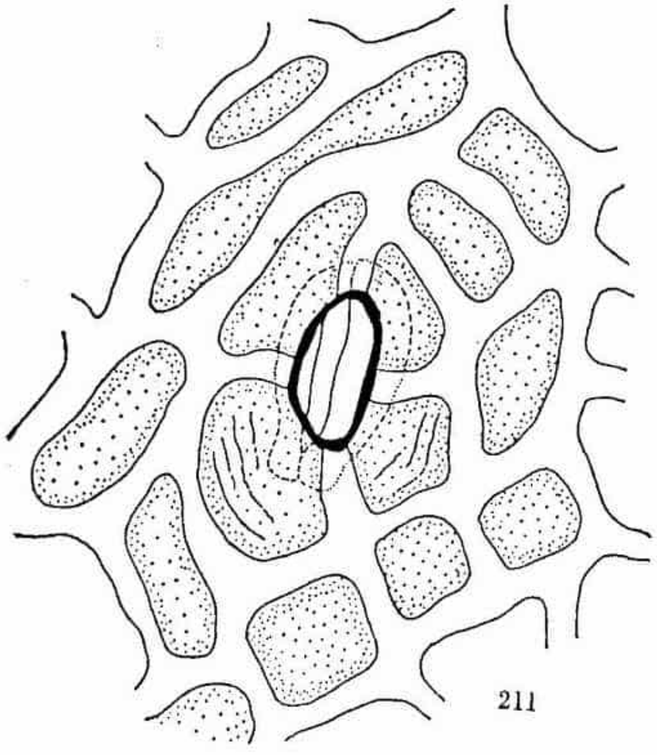
209



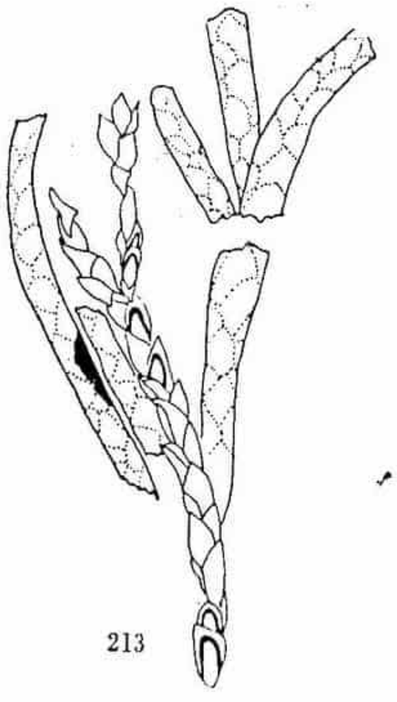
210



212



211



213

teloma. Se recomienda al lector consultar dicho capítulo, para tener una exacta idea de la verdadera potencialidad que la teoría del teloma encierra.

Nos interesan fundamentalmente algunos conceptos que Florin definió en cuanto a los conos femeninos de las coníferas. En los representantes primitivos del orden, la inflorescencia o "estróbilo compuesto", es la forma primaria de los órganos femeninos de reproducción, o, en otras palabras, las brácteas y los complejos escama-semilla se unieron tempranamente en estructuras de conos compactos. Si definimos a una flor como un vástago de crecimiento limitado que lleva esporofilos, entonces los braquiblastos axilares o complejos escama-semilla de las primitivas coníferas y cordaitales pueden denominarse flores, y la asociación de las mismas, inflorescencias. En los representantes más primitivos, cada flor tiene dispuestas sus partes en simetría radial. En los representantes algo más modernos, la simetría varía llevando a un achatamiento del braquiblasto y a la ubicación del megasporofilo en el lado adaxial del eje. Ulteriormente, este complejo axilar se diferencia en una parte fértil, que mira hacia el eje del cono, y una parte estéril que la sostiene (escama ovulífera); como paso siguiente se produce la fusión de la parte fértil (megasporofilo reducido) con la estéril (escama ovulífera). Concomitantemente, otras partes de la flor pudieron fusionarse, como las escamas estériles por sus márgenes, los esporofilos en sus bases o la escama ovulífera con la bráctea. También, en el Mesozoico se desarrollaron estructuras suplementarias, como los arilos, que se originaron a la manera de excrescencias de los esporofilos que envolvían a los óvulos.

Son importantes las conclusiones de Florin sobre las Taxales, que difieren radicalmente de las Coniferales porque siempre han poseído flores solitarias con los óvulos directamente asentados y terminales sobre el eje floral, en el cual no se hallaba el megasporofilo. Por lo tanto no es posible hallar vinculaciones filogenéticas con los representantes de las Cordaitales y primitivas Coníferas. Por ello, Florin propuso que las Taxales fueren separadas en una clase independiente dentro de las Gimnospermas.

Un rápido análisis de los conos femeninos de las coníferas vivientes permite reconocer las tres unidades básicas de las flores: bráctea, escama ovulífera y óvulo, modificadas y fusionadas en distinta manera.

En las Taxodiaceae, la bráctea y la escama ovulífera se hallan fusionadas y desarrolladas en distinta manera; en *Cryptomeria* o en

Cunninghamia la bráctea puede ser más conspicua, mientras que en *Taxodium* o en *Sciadopitys* son las escamas más desarrolladas que la bráctea. Los óvulos pueden ser erectos y libres, o basalmente fusionados a la escama en *Cryptomeria*, o bien pueden ser invertidos y estar fusionados a la escama en *Sequoiadendron*, *Athrotaxis* o *Cunninghamia*. Es importante señalar que, aunque estas estructuras se hallan fusionadas, poseen un sistema vascular independiente, hecho que habla en favor de su independencia ancestral.

En la familia Pinaceae, las flores femeninas asimismo se agrupan en conos compactos. La bráctea está fusionada sólo en la base con la escama ovulífera, que en los conos maduros es generalmente mayor que aquélla. En la base de la escama ovulífera hay dos óvulos invertidos que en estado semilla pueden desarrollar alas características.

En las Araucariaceae, bráctea y escama se hallan fusionadas en casi toda su extensión, lo mismo que el esporofilo con la escama, que lleva el óvulo invertido.

La familia Podocarpaceae es la que presenta mayores variaciones morfológicas en sus estructuras femeninas, las cuales pueden ser inflorescencias en forma de cono, o bien reducidas a un único óvulo. No existe un patrón morfológico para los conos femeninos de esta familia. En muchas especies de *Podocarpus*, *Dacrydium* y *Acmopyle*, las bases de las brácteas y el eje del cono se fusionan y forman un receptáculo carnoso. En el género fósil *Trisacocladus* acaece algo similar. En los géneros *Pherosphaera* y *Phyllocladus* la escama ovulífera y el megasporofilo se reducen y fusionan, de tal manera que en la axila de la bráctea se inserta un óvulo erecto, que es protegido en *Phyllocladus* por una formación continua denominada arilo, que está libre del tegumento y no posee sistema propio de conducción. En los demás géneros, la parte estéril (escama) se asienta debajo del óvulo y lo envuelve en diferente grado, constituyendo una estructura de protección denominada epimacio. En *Podocarpus* y *Acmopyle*, el epimacio se fusiona con el tegumento del óvulo. La bráctea se halla fusionada a la escama ovulífera en *Saxegothaea*, *Microcachrys*, *Phyllocladus* y algunas especies de *Podocarpus*.

Esta enorme gama de variantes morfológicas, hacen de la familia Podocarpaceae un macrotaxón particular dentro del orden Coniferales.

En las Cupressaceae, las inflorescencias femeninas tienen estructura de conos, no tan conspicuas en la subfamilia Juniperoideae. Las escamas se distribuyen sobre el eje en verticilos alternos, hecho carac-

terístico de la familia (este tipo de disposición se conoce además para las escamas de *Microcachrys*, *Phyllocladus* y *Metasequoia*). Las brácteas se hallan íntimamente fusionadas a las escamas ovulíferas, mientras que los óvulos se hallan separados y son erectos. Las flores pueden tener hasta 20 óvulos.

Finalmente, en las Cephalotaxaceae, la escama ovulífera de las flores se halla prácticamente reducida, observándose sólo la bráctea y el óvulo.

Clase **TAXOPSIDA**

Hasta hace poco se incluía este grupo dentro de las Coníferas. Sin embargo recientes investigaciones de Florin demostraron que la naturaleza de los óvulos terminales de las Taxales es diferente en origen y en estructura de las verdaderas Coníferas. Las Taxales no presentan verdaderos conos o inflorescencia y no hay indicación paleontológica de que ello se deba a un proceso de reducción (como ha sucedido en las Podocarpáceas). Por el contrario, en el Triásico ya se conoce el género *Palaeotaxus*, (Europa) (Fig. 206) que presenta flores que consisten de ramas laterales radialmente simétricas cubiertas de escamas estériles en inserción espiralada, terminadas por un único óvulo erecto. Lo mismo acontece con *Taxus jurassica*, otro representante del grupo hallado en el Jurásico de Yorkshire, Inglaterra, el que presenta flores uniovuladas, con óvulo terminal y erecto sobre una ramificación lateral. Además, en este caso la cutícula epidérmica de las hojas coincide también con las cutículas de las Taxales vivientes. De esta manera, las Taxales nunca han tenido inflorescencias, por lo menos hasta el Triásico y difieren de tal manera de las verdaderas Coníferas.

En Argentina, no hemos registrado restos de Taxales fósiles; tampoco parecen existir en las floras australes. Por ello, este grupo y las Pináceas son dos macrotaxones exclusivos de las tafofloras nórdicas, tanto en el presente como en el pasado geológico. La palinología confirma estas observaciones.

Clase **CHLAMYDOSPERMAE**

En esta clase se reunen las Welwitschiaceae, Ephedraceae y Gnetaceae. Este conjunto de familias es algo heterogéneo y no hay aun acuerdo sobre la verdadera categoría sistemática de cada "familia" y su ubicación natural dentro de uno o más órdenes.

No tenemos registro preciso de restos fósiles de esta clase. Solamente, se han hallado (ya desde el Pérmico) granos de polen que se refieren como tipo *Ephedra*, y que se asemejan a los granos políplicados de las Ephedras vivientes. Estos granos se diferencian de los monocolpados por presentar crestas sinuosas longitudinales. Hasta qué punto estos granos pertenecen con certeza a las Ephedras no lo sabremos hasta hallar una segunda línea de evidencia que corrobore la primera. Tajtadzhan, opina que es muy probable que las Welwitschiae, grupo actualmente confinado a los desiertos sudafricanos, es la última Bennettital viviente, dado que presenta hojas con estomas sindetocélicos, pero es muy difícil efectuar comparaciones de las estructuras florales, que son bastante diferentes.

DIVISION ANGIOSPERMAE

Las Angiospermas son las espermatófitas más desarrolladas. Su característica principal es la flor, que cuenta con una estructura cerrada (ovario) que protege a los óvulos de una manera más perfecta que en las Gimnospermas. Otra característica importante de las Angiospermas es su doble fecundación.

Las plantas pueden ser arborescentes, arbustivas o herbáceas, y viven en tipos extremos de climas, habiendo conquistado prácticamente todos los nichos ecológicos posibles para la vida vegetal. Pueden vivir en tierra, sobre otros organismos o en el agua.

Los árboles que tienen crecimiento secundario en espesor, pueden ser homoxílicos o heteroxílicos. Los primeros, considerados como más primitivos, presentan traquéidas de un mismo tipo, y poco se diferencian en ese aspecto dé las Gimnospermas arborescences. Las Angiospermas heteroxílicas, en cambio, presentan, a la par de las traquéidas comunes, distintos tipos de elementos conductores más grandes, denominados vasos. Los elementos parenquimáticos en los troncos, tienen asimismo una variada distribución y forma. Así, en las Angiospermas encontramos dos tipos fundamentales de rayos: heterogéneos y homogéneos. Los primeros, considerados como más primitivos, están compuestos por células diferentes, alargadas en sentido longitudinal o radial, mientras que en las segundas las células se hallan alargadas sólo radialmente.

La hoja es otro órgano que se desarrolló notoriamente en las Angiospermas, alcanzando a veces tamaños desmesurados. El sistema de venación se desarrolló en general según un plan pinnado o bien, palmado. Las venas medias se tornaron robustas y, concomitantemente, los pecíolos también se desarrollaron. Las venas secundarias junto con la o las primarias, conformaron el esqueleto estructural básico. Entre ellas, suele desarrollarse un complejo sistema retinervado que constituye una variadísima gama de aréolas. Al efecto, existen clasificaciones de diferentes tipos de venación que fueron y son utilizados por los paleobotánicos, dado que las hojas son fósiles frecuentes, sino dominantes. También, con el desarrollo del análisis cuticular se han estudiado diversos tipos de aparatos estomáticos, más especializados que los aparatos de las Gimnospermas.

Las flores, tal como en las Gimnospermas, pueden interpretarse

como un estróbilo modificado, o una estructura esporangífera corta y de crecimiento limitado. Las partes constitutivas de una flor son: el perianto (hojas estériles modificadas) y los esporofilos (los microsporofilos o estambres y los megasporofilos u ovarios (carpelos ?)). Las partes constitutivas de la flor se han desarrollado de las maneras más diversas en el curso de su evolución. A la par de flores con caracteres de primitivez, como en las Magnoliáceas por ejemplo, encontramos estructuras muy evolucionadas como en las Orquidiáceas, con un alto grado de especialización. En la enorme gama de estructuras florales de las Angiospermas, podemos encontrar diferentes niveles o grados de organización. Los tipos más primitivos se consideran los bisexuados y entomófilos, simples o de disposición apical, tamaño relativamente grande, disposición espiralada de los elementos libres, perianto folioso y verde, estambres anchos, foliosos y numerosos ovarios.

Las evidencias parecen indicar que los elementos constitutivos de una flor tienen todos un origen foliar. Los sépalos y pétalos del perianto son hojas modificadas. Los estambres o microesporofilos son por su origen hojas que llevan microsporangios, tal como se observa en las Magnoliáceas o Winteráceas. Los ovarios o megasporofilos, son también por su origen foliosos; en ellos, el elemento foliar se repliega totalmente y desarrolla una estructura cerrada que se especializa en función de una mayor protección de los óvulos. Los ovarios se agrupan asimismo conformando estructuras apocárpicas o, por fusión, cenocárpicas; éstas, en fin, pueden presentar placentación ovular parietal o central. Las flores, además, frecuentemente se agrupan en estructuras compactas o inflorescencias.

Un elemento que suele ser característico en las Angiospermas es el grano de polen, que, aún dentro del microsporangio ya produce una o dos divisiones celulares del contenido y se convierte en gametofito masculino. Los granos de polen más primitivos son monocolpados, similares a los que se hallan en ciertas Gimnospermas. Pero la gran mayoría de los granos suelen ser más complicados, en cuanto a número y posición de aberturas, forma y esculturación.

Los óvulos pueden ser uni y bitegumentados. A diferencia de las Gimnospermas, la protección de los óvulos ha permitido su reducción en tamaño (por menor cantidad de substancias de reserva, etc.) y, en consecuencia, la posibilidad de una mayor producción de los mismos. De tal manera, el número de óvulos de la planta es mayor que en el común de las Gimnospermas; este factor biológico es de primer orden en cuanto a una mayor producción de descendencia.

Otra característica que es exclusiva de las Angiospermas es la doble fecundación por la cual uno de los espermas del tubo polínico se conjuga con la ovocélula, mientras que el otro se une a los dos núcleos polares del óvulo.

La sistemática de las Angiospermas está basada fundamentalmente en la flor, pero otros rasgos morfológicos, anatómicos y fisiológicos son progresivamente tomados en cuenta. Existe acuerdo de que el grupo que reúne un mayor número de caracteres primitivos en las Angiospermas es el de las Magnoliales; pero ningún género o familia del orden logra reunir todas esas características. Ello parece significar que los diferentes taxones en este orden se hallan en distinto grado de desarrollo evolutivo. Pero el origen de las Magnoliales es aún oscuro.

Los primeros restos de Angiospermas se ubican certeramente en el Cretácico Inferior alto. Todas las referencias de formas más antiguas han sido puestas en tela de juicio y, por otra parte, son tan escasos que no hacen al estudio del grupo *in toto*. Las Angiospermas que se hallan en la época albiana, pueden en gran parte ser referidas a familias y aún a géneros vivientes. Este hecho implica la necesidad de un conocimiento profundo de las Angiospermas vivientes para poder efectuar estudios serios de las formas fósiles. Por otra parte, este hecho permite utilizar a los fósiles como guías paleoecológicos y paleoclimatológicos con mayor seguridad, aplicando los conocimientos adquiridos con los taxones símiles o idénticos, hoy vivientes.

En este texto, prescindiremos de un estudio sistemático de las Angiospermas y de la descripción de las variadas formas y estructuras del grupo que, por otra parte, están bien desarrolladas en numerosos libros de botánica en idioma castellano. Haremos hincapié, en cambio, en ciertos aspectos problemáticos relacionados con los aportes que ha efectuado la Paleobotánica, ya sea con materiales fácticos, ya con especulaciones teóricas, en especial referidas a su origen.

Hace alrededor de 100 años que Darwin escribió que el origen de las Angiospermas es un "abominable misterio". A pesar del tiempo transcurrido y de los esfuerzos por dilucidar este problema, estamos exactamente en la misma situación que entonces. Los hallazgos paleobotánicos no han aportado aún la clave del misterio; ni la Palinología, en la cual se cifraron muchas esperanzas, ha podido por ahora hallar una explicación satisfactoria en cuanto al origen de este grupo. Meramente, pudo confirmar los datos obtenidos por los restos megascópicos que indicaban un comienzo casi abrupto de las Angiospermas en las épocas Aptiano-Albiano.

Hemos visto ya que los caracteres que definen a las Angiospermas son: 1) presencia en el leño de traquéidas y vasos; 2) hojas con limbo continuo grande y venación frecuentemente compleja, reticulada; 3) flor con óvulos protegidos en una estructura cerrada (ovario); 4) la doble fecundación. Salvo este último carácter, que es privativo y constante para todas las Angiospermas, los demás pueden no presentarse en el grupo o no ser privativos del mismo. Hay Angiospermas sin vasos (homoxílicas), mientras que hay Gimnospermas con vasos. Hojas retinervadas se encuentran en algunas Pteridofitas (Dipteridáceas, Polypodiáceas) y Gimnospermas (Glossopteridales, Caytoniales). Muchas Angiospermas tienen granos de polen monocolpados, similares a los hallados en ciertas Gimnospermas. Finalmente, en ciertas Angiospermas los óvulos no están del todo protegidos en los ovarios, y los granos de polen penetran en los mismos posándose directamente sobre los óvulos. También hemos visto que ninguna Angiosperma viviente resume todos los caracteres de primitivez, y que el desarrollo evolutivo de los diferentes órganos de las formas consideradas como más primitivas, se halla en distinto nivel.

No se ha registrado aún ningún fósil que nos de la pauta de cómo era una Angiosperma primitiva. Los restos que conocemos son, en primer lugar y los más frecuentes, las impresiones de hojas que tienen una marcada similitud con las actuales. Ya para el Cretácico Inferior se han descripto hojas idénticas a géneros vivientes, tales como *Platanus*, *Magnolia*, etc. En segundo lugar, son frecuentes los restos de leños petrificados siempre referibles a formas vivientes. En el Terciario de nuestro país se han descripto, por ejemplo, leños de *Nothofagoxylon*, en sedimentos que asimismo poseen numerosas impresiones de hojas referibles al género *Nothofagus* (Lám. XXI, fig. 4). Restos de flores y frutos son ya más escasos, y, salvo que la preservación sea buena, no pueden ser comparados con cierto grado de certeza a formas actuales. En Argentina por ejemplo, Frenguelli (1943) estudió frutos de *Casuarina* en el Terciario de El Mirador, provincia de Chubut. Entre los restos microscópicos hallados en sedimentos del Cretácico y Terciario abundan numerosos tipos de granos de polen de Angiospermas. Los granos que son monocolpados, no pueden diferenciarse de sus símiles de ciertos grupos de Gimnospermas. Pero granos de polen porados, colpados, colporados, etc., pueden ser referidos a las Angiospermas con toda seguridad. En ciertos casos cuando los granos de polen son característicos de taxones vivientes de rango menor (géneros), los fósiles pueden ser asimilados a los actuales. En Argentina se ha

podido detectar la presencia de *Nothofagus* ya a partir del Cretácico más alto en base a polen.

Veamos ahora cuál es la "barrera del tiempo" que marca la aparición de las Angiospermas. Los primeros restos se han localizado en tafofloras del Cretácico Inferior, más precisamente en el Aptiano-Albiano y fueron ubicados en EE. UU., Inglaterra, Portugal, Canadá, U.R.S.S., etc. Sin embargo, la exacta datación de los niveles más inferiores es aún problemática, dada la imposibilidad de relacionarlos con los horizontes marinos coetáneos, que son los que tipifican esas épocas en la escala geocronológica. Por extensión, en el ámbito Austral aún no tenemos exacta idea de la aparición de las Angiospermas. Están registradas con seguridad en sedimentos del Cretácico Superior (Argentina, Chile, Australia, etc.).

Las referencias que tenemos de probables Angiospermas más antiguas, pertenecen todas a individuos aislados (exceptuamos aquí todas las referencias de un tenor más bien hipotético que presumen como primitivas Angiospermas a grupos de Gimnospermas, tales como las Glossopteriales). En el Triásico de EE. UU. se describió una impresión de probable hoja de palmera, que se llamó *Sanmiguelia*. En el Rético de Groenlandia, se describió una compresión de hoja retinervada que se denominó *Furcula*. Granos de polen del Jurásico de Gran Bretaña, originalmente referidos al género actual *Nelumbium*, fueron reestudiados concluyéndose que no eran tricolpados, como originalmente se pensó, sino monocolpados; por lo tanto no pertenecían al género viviente ni eran de Angiospermas.

Como la Paleobotánica a través de más de 100 años no ha podido responder con argumentos y materiales concretos a la pregunta de cómo era una Angiosperma jurásica, los botánicos y paleobotánicos han optado por seguir otro camino; se intentó reconstruir hipotéticamente una Angiosperma primitiva e incluso ubicar el probable centro de origen del grupo; para ello se usaron razonamientos deductivos que podemos considerar lógicos y naturales. En primer lugar, se plantea el interrogante de cuál fue el grupo del que podían originar las Angiospermas. Ninguna planta reciente presenta todas las características de primitivez de este grupo. Pero hay una, hallada en las Islas Fiji (en el Océano Pacífico, al Norte de Nueva Zelandia), atribuida a la familia Degeneriaceae (afín a las Magnoliaceae) que presenta los siguientes caracteres de primitivez: 1) la flor femenina con carpelos abiertos; 2) los estambres francamente foliosos (prácticamente se los puede denominar microsporofilos); 3) estambres llevando sacos polínicos alargados con

polen monocolpado; 4) el microsporofilo está vascularizado. Esta planta es aventajada en grado de evolución por algunas Gimnospermas, pero presenta hojas más complejas, retinervadas, y el leño es heteroxílico. Es fácil derivar de un carpelo o un estambre, como tiene *Degeneria*, un tipo más evolucionado de estos órganos hallados en otras Angiospermas.

La idea general sobre el origen de las Angiospermas es que éstas descienden de algún grupo de Gimnospermas. Analicemos los caracteres de éstas comparándolos con los de las Angiospermas primitivas actuales.

Las Gnetales, según algunos autores, tienen caracteres comunes con las Angiospermas. Presentan vasos (aunque el origen de los mismos según Bailey es distinto al de las Angiospermas) y en esto son más evolucionadas que las Angiospermas primitivas actuales. Su leño da reacción positiva a la mezcla de Mäulle (esto sucede también con las Selaginelas y con las Podocarpáceas). Además, geológicamente son más recientes que el Cretácico y por lo tanto pueden descartarse como antecesoras de las Angiospermas.

No se puede vincular a las Angiospermas con las Cycadales, Coniferales, Cordaitales y Ginkgoales, porque éstas presentan traquéidas punteadas, que son más evolucionadas que las escalariformes de las primitivas Angiospermas actuales. Además, presentan sus estructuras reproductivas en conos. Sin embargo, veremos más adelante que algunos autores tratan de explicar ciertos tipos florales angiospérmicos a partir de las Cycadales o las Coníferas. Quedaría entonces por ver las Bennettitales, Caytoniales, Pteridospermales y Glossopteridales.

Durante mucho tiempo se creyó ver en las Bennettitales las antecesoras de las Angiospermas, con las que tienen caracteres en común, como serían las traquéidas escalariformes, flores hermafroditas y polen monocolpado; también reúnen las condiciones necesarias en cuanto a biocrón, ya que predominan en el Jurásico y Cretácico Inferior y desaparecen hacia el Cretácico Superior. Las flores de algunas Bennettitales eran hermafroditas; presentaban un pedúnculo, sobre el que se insertaban ramentos o brácteas pilíferas que protegían la parte fértil de la flor; luego seguían los microsporofilos que eran simples ejes pinnados de los que pendían los sinangios; la parte femenina estaba formada por un receptáculo carnoso sobre el que se insertaban centenares de escamas estériles y óvulos. Este tipo de flor era, en algunos aspectos, más evolucionado que la flor de las Angiospermas primitivas vivientes, porque los microsporofilos estaban ya soldados por

su base y los microsporangios se reunían formando sinangios. Los megasporofilos estaban muy reducidos y protegidos por brácteas leñosas, que ya habían perdido su carácter folioso (como sigue teniendo un carpelo actual primitivo). La estructura del óvulo era también distinta ya que éste formaba un tubo micropilar constituido por el tegumento y el nucelo, mientras que en las Angiospermas, los granos de polen se asientan sobre el carpelo y no sobre el nucelo y su tegumento. De ninguna manera se puede entonces derivar una Angiosperma primitiva de las Bennettitales, según nuestros conocimientos actuales, pero tampoco se puede descartar un antecesor común.

Otro grupo que ha sido señalado como precursor de las Angiospermas es el de las Caytoniales. Las hojas, conocidas como *Sagenopteris*, son palmaticompuestas y de venación reticulada, carácter que presentan las Angiospermas. Las fructificaciones femeninas conocidas con el nombre de *Caytonia*, consisten en ráquises fértiles que llevaban óvulos protegidos en una especie de "ovario" o cúpula. Cada una de las cúpulas consistía en un pedúnculo que soportaba una estructura cerrada en la que se encontraban los óvulos. Esta estructura presentaba una pequeña abertura, llamada micropilar. Los óvulos que eran ortótropos se disponían en dos hileras en el mismo plano que contenía al pedúnculo. La estructura de los óvulos fue discutida: mientras H. Thomas sostenía que presentaban dos tegumentos, T. Harris indica que hay uno solo. Según este último autor, la parte media del óvulo contiene las siguientes capas: 1) cutícula y células epidérmicas de la testa; 2) capa externa de la testa formada por braquiesclereidas; 3) capa interna de la testa formada por células "fibrosas"; 4) membrana manchada de la testa; 5) epidermis interna y cutícula del tegumento; 6) cutícula del nucelo y 7) capa de aleurona y endosperma. Como se ve, este tegumento difiere bastante del de las Angiospermas. Otra diferencia más sería que en las Angiospermas las hojas carpelares se pliegan longitudinalmente, mientras que en las Caytoniales, el supuesto carpelo lo hace en sentido transversal. H. Thomas sugirió que el carpelo y el estigma de las Angiospermas se podrían haber formado por dos cúpulas conerescentes de *Caytonia;* pero esta idea no se puede tomar en cuenta mientras no exista evidencia de los pasos morfológicos intermedios. La idea sobre las Caytoniales es que el grupo representa un orden de Pteridospermas más evolucionadas que las restantes hasta ahora conocidas. El pretendido carpelo es homologable a una cúpula: la estructura ovular es común con las Pteridospermas, con la única excepción de que no está vascularizada.

El parecido que fue postulado entre los órganos masculinos (*Caytonanthus*) y los estambres de las Angiospermas, ha sido refutado asimismo por T. Harris porque los estambres angiospérmicos no son ramificados y las anteras tienen simetría básicamente dorsiventral y no radial como en los sinangios de *Caytonanthus*. Sin embargo, no deja de ser atractiva la idea de que las Caytoniales y las Angiospermas estén vinculadas mediante un posible antecesor común.

Muchos autores creen ver en las Pteridospermales a las posibles antecesoras de las Angiospermas porque ningún carácter que conozcamos de aquéllas es más evolucionado que los conocidos para las Angiospermas actuales, primitivas. También el registro geológico es sugestivo, dado que las Pteridospermas se extinguen hacia el Cretácico Inferior.

Finalmente, en años recientes se ha sostenido que las probables antecesoras de las Angiospermas podrían ser las Glossopteridales, tomando en cuenta especialmente la reconstrucción de las "flores" ofrecidas por Plumstead; este grupo, presenta además hojas retinervadas, pero tiene una gran antigüedad geológica y no conocemos posibles representantes intermedios en el Triásico o Jurásico.

En cierto modo, el origen de las Angiospermas está relacionado con el origen de la flor. Si bien la estructura elemental de la flor es casi siempre la misma, la manera en que se disponen los ejes elementales para convertirse en órganos florales difiere, y crea tipos de organización distintos, de los cuales por lo menos dos se conocen bien: las flores con óvulos de placentación central y los de placentación parietal. La diversidad de tipos florales existentes ha llevado a muchos autores a postular un origen polifilético de las Angiospermas. Hagerup, por ejemplo, dice que las Angiospermas derivan de dos grandes líneas evolutivas: una que comienza en las Filicales, se extiende a través de las Cycadales y llega hasta las Ranales; la otra, comienza en las Lycopodiales, se extiende a través de las Cordaitales, Coníferas y Gnetales y llega a las Centrospermales y Tubiflorales. Para ello, considera el esporofilo de las Lycopodiales homólogo del tegumento de las Coníferas. Emberger postula un origen múltiple de las Angiospermas a partir de seis stocks morfológicos: tres de ellos, las Casuarinales, Amentíferas y Ranales, evolucionaron independientemente, y los otros tres, derivaron de ellos.

Recientemente, Melville ha adelantado una nueva hipótesis sobre el origen de la flor de las Angiospermas. Con ella, trata de corregir

la teoría carpelar según la cual el ovario de una Angiosperma es una estructura producida por la envoltura de una o más hojas con posterior fusión de los márgenes. Melville (1962-3) adelanta la teoría del "gonofilo", término que propone para cubrir todas las modificaciones de una hoja junto con un sistema fértil ramificado. Para este autor, las Glossopteridéas vendrían a corresponder a verdaderos gonofilos (la hoja llevando las estructuras fértiles bisexuadas). Analizando la estructura vascular de muchas flores actuales y algunas fructificaciones fósiles, Melville se adhiere a la idea de que las Angiospermas han sido polifiléticas en origen, a partir de un grupo de Gimnospermas que poseían gonofilos.

Se han mencionado aquí algunas, (pocas en realidad) hipótesis sobre el origen de las Angiospermas y sus probables antecesoras. Todo es por ahora teórico.

Otro ángulo de visión sobre el mismo problema lo ofrecen algunos botánicos y paleobotánicos que tratan de explicar la ausencia de Angiospermas en estratos jurásicos, aunque ya posiblemente existiesen. Las primitivas Angiospermas actuales son montanas y tropicales o subtropicales (montanas en el sentido que viven en zonas elevadas sobre el nivel del mar, sin significar necesariamente que sean de costumbres montañosas). Las montañas o elevaciones constituyen una facies típicamente erosiva donde no hay depositación de sedimentos pero sí erosión. Aquí pues hay un posible argumento que explica la ausencia de Angiospermas fósiles en sedimentos Jurásicos. Sin embargo, un contraargumento está dado por el polen, que puede viajar a distancias más largas y por lo tanto debería preservarse, más no sea en cantidades discretas, en cubetas sedimentarias que registren otros tipos de vegetales. No olvidemos que las Angiospermas primitivas poseen polen monocolpado, hecho que impide por ahora diferenciarlas de algunas gimnospermas. Se abre entonces un interrogante: es posible que algunos granos de polen monocolpados, que hallamos en sedimentos jurásicos, puedan pertenecer a las primitivas Angiospermas?

Se piensa que por haber sido montanas, las primeras Angiospermas han vivido en poblaciones donde el avance morfológico y las posibilidades de reproducción son mucho mayores que en los vegetales que habitan poblaciones amplias; en otras palabras, en zonas montanas hay muchos nichos ecológicos y habitats diferentes, en general arealmente reducidos en comparación con los de llanura. Si se llega a un

equilibrio de la selección natural de estas poblaciones reducidas, y si se alcanza un rápido grado de evolución, se comprende que el nivel de creación de nuevas especies puede ser mucho mayor en poblaciones montanas (y por analogía deducimos que en el pasado fue también mucho mayor).

Los grupos intermedios entre las Gimnospermas predecesoras y las Angiospermas ya típicas, que son los que han dado origen a las mismas (grupos por supuesto hipotéticos), vivieron en esas poblaciones reducidas, por lo menos durante parte del Mesozoico Medio a Superior, y debieron sobrevivir a algún tipo de catástrofe geológica como por ejemplo, un marcado ascenso en el nivel de las aguas que inundó las tierras más bajas. En un caso como éste, los bosques de Coníferas, Ginkgoales, junto con las Cycadales, Bennettitales, Pteridospermas y Pteridofitas tuvieron que retroceder hacia las zonas montanas, donde se encontraron con poblaciones fijas ya establecidas, con las que entran en competencia que a todas luces puede interpretarse como desventajosa. Ciertos grupos, directamente no resistieron tal competencia (como las Bennettitales o Pteridospermas), extinguiéndose; otros, fueron llevados a una mínima expresión (como las Cycadales y Ginkgoales). Sólo las Coníferas y las Pteridofitas han podido sobrevivir en competencia (y curiosamente numerosos representantes actuales de estos grupos son montanos y se adaptan preferentemente a este habitat). Un posterior retroceso de las aguas dejó en descubierto una amplia variedad de nichos ecológicos y las plantas más aptas para poder avanzar y conquistarlos, fueron las de mayor plasticidad ecológica y genéticamente más fuertes, capaces de producir rápidamente especies que se adaptaron a los nuevos nichos; fueron las primitivas Angiospermas. El registro geológico nos indica que en el Aptiano-Albiano se produce la rápida diferenciación y paulatina dominancia de las Angiospermas, algunas de las cuales persisten, a nivel genérico, en la actualidad. Es interesante señalar que en los estratos aptianos, donde se registran las primeras Angiospermas, éstas eran de talla reducida, con hojas pequeñas y, por lo visto, algunas eran de hábito acuático. El porcentaje de estas angiospermas es en un comienzo reducido a escasamente 20-30 % de los elencos florísticos, en los que dominan las Pteridofitas y las Coníferas, pertenecientes en muchos casos a taxones nuevos (en los helechos, por ejemplo, comienzan a diversificarse notablemente las Polipodiáceas, que anteriormente eran prácticamente desconocidas). En estratos del Cretácico Superior, la relación se invierte, y ya en el Terciario y actualmente, las Angiospermas son neta-

mente dominantes. Existen otros argumentos que coadyuvan lo antedicho, como por ejemplo el paralelismo que existe entre la tremenda diversificación de los insectos en esa época con el desarrollo de una selección mutua que beneficia a ambos grupos de organismos. Vemos entonces que, tomando una serie de factores diferentes que coinciden en el tiempo, es posible explicar la presencia de Angiospermas en el Jurásico aunque falten por ahora del registro geológico de ese período.

Finalmente, ciertos autores aventuran la suposición de que el centro de dispersión de las Angiospermas podría ser el SE asiático, porque allí es donde actualmente están localizadas la mayor parte de las formas más primitivas.

ANGIOSPERMAS EN ARGENTINA

Las primeras tafofloras que contienen Angiospermas, en Argentina y zonas limítrofes, corresponden a un Cretácico Superior. Faltan por ahora datos sobre tafofloras del Cenomaniano y aún Albiano, épocas del advenimiento de las Angiospermas; de esta manera la última tafoflora en la cual no hay registro de Angiospermas correspondería a la de la Formación Baqueró, de la época barremiana-aptiana; las tafofloras subsiguientes y siempre dentro del ámbito patagónico son las de Cerro Guido (Chile) y las del "Chubutiano", que se conocen de varias localidades en esta provincia. De tal manera, en la localidad de Cachetamán, Menéndez (1961) cita los siguientes géneros: *Laurophyllum* (con 3 especies), *Cissites*, *Sterculia*, *Araliaephyllum*, *Bignonites*, *Ruprechtia* (?). La antigüedad de esta tafoflora es del Maastrichtiano a Campaniano. No tenemos pues registros de sedimentos que abarquen las épocas intermedias donde han debido aparecer las primitivas Angiospermas.

Ya en el Terciario más inferior (o Cretácico más alto), en sedimentos danianos encontramos abundantes restos de troncos petrificados, en la Provincia de Chubut. Algunos de estos troncos pertenecen a verdaderas palmeras *(Palmoxylon)* (Lám. XX, figs. 1, 2), que son sugestivas en cuanto al clima que imperaba en esa parte de la Patagonia en los albores de la era cenofítica (Romero 1968).

Durante el Eogeno, y más precisamente durante el Eoceno y Oligoceno, en Patagonia registramos ricas tafofloras estudiadas hace años por distintos paleobotánicos, en especial por Berry (1928, 1937, 1938), Dusén, etc. Citaremos algunos ejemplos de dos de estas tafofloras.

En la región de Río Turbio, la tafoflora de la formación homónima (Prov. Santa Cruz) está íntimamente vinculada a diversos mantos de carbón que se hallan en explotación. En los mismos, y a veces en niveles intercalados, se encuentran numerosos restos de impresiones de hojas y también de troncos petrificados. Dominan netamente las improntas del género *Nothofagus*, con varias especies; esta tafoflora, por lo tanto, se ha denominado tafoflora de *Nothofagus*, elemento éste que parece constituir una zona de cierto valor estratigráfico en el ámbito de Australia y parte sud de América. Otras familias de Angiospermas también están representadas por diversos géneros. Las Lauráceas están presentes con *Persea*, *Phoebe*, *Notaphoebe*, *Ocotea*, *Nectandra* y *Acrodiclidium*; las Sapindáceas con *Paullinia*, *Allophylus* y *Cupania*, las Mirtáceas con *Eugenia*, *Psidium*, *Myrcia*; además numerosos géneros de otras familias, tales como *Myrica*, *Drimys*, *Piperites*, *Qualea*, *Anacardites*, *Rhamnidium*, *Zizyphus*, *Cissus*, *Buettneria*, *Poterlobatia*, *Styrax*, etc. La presencia del género *Fagus*, postulada por Dusén y recientemente por Hunicken (1966) encontró cierto apoyo en la determinación de leños terciarios de *Fagoxylon* al sur de Bariloche (Salard 1961). Sin embargo la palinología aún no ha podido comprobar la existencia de este género, que por otra parte es típico de tafofloras holárticas.

La tafoflora del Río Pichileufú, en la Provincia de Río Negro es algo más moderna que la de Río Turbio, posiblemente del Oligoceno. En ella, llama la atención la falta total de *Nothofagus;* esta ausencia, sin embargo, puede interpretarse por causas de tipo climático, por las cuales *Nothofagus* en esa época se desplazó hacia zonas más australes; concomitantemente, la franja climática correspondiente a un régimen más cálido también se habría desplazado más hacia el sur. Ello explicaría la presencia de elementos florísticos subtropicales en latitudes altas en el ámbito patagónico. Llama asimismo la atención el hecho de que en el sector chileno, coetáneamente vivía una flora similar (Concepción-Arauco), no existiendo a la sazón barreras geográficas pronunciadas, las que comenzaron a hacerse conspicuas ya en el Mioceno; estas barreras, representadas por la paulatinamente ascendente cordillera de los Andes, gravitaron en la futura historia de la vegetación en el ámbito de la Patagonia Argentina.

Citaremos algunas de las familias más importantes de la tafoflora de Pichileufú, representadas cada una por varios géneros. Las Proteáceas con *Lomatia* y *Embothrium*; las Cesalpiniáceas con *Cassia*, repre-

sentada por 4 especies; las Meliáceas con *Trichilia* y *Cedrela;* las Malpighiáceas con *Tetrapteris, Banisteria* y *Mascagnia;* las Anacardiáceas con *Schinus, Astronium* y *Anacardites;* las Celastráceas con *Maytenus* y *Celastrophyllum;* las Sapindáceas con *Paullinia, Sapindus, Cupania, Allophylus, Diatenopteryx* y *Matayba;* las Stereculiáceas con *Buettneria* y *Sterculia;* las Flacourtiáceas con *Caseria, Azara* y *Banara;* las Lauráceas con *Nectandra, Oreodaphne, Ampelodaphne, Acrodiclidium, Notaphoebe, Phoebe* y *Goeppertia;* las Mirtáceas con *Myrcia* (6 especies), *Myrceugenia,* y *Psidium;* las Apocináceas con *Allamanda, Plumiera, Echites* y *Landolphia;* las Rubiáceas con *Hoffmannia, Coussarea, Remijia, Rondeletia, Cephalanthus, Coprosoma, Rubiacites;* etc.

Estos pocos ejemplos nos indican la riqueza florística en la parte austral de Argentina y Chile durante el Eogeno. Pocos y pobres son los testimonios de las tafofloras más recientes, referibles al Neogeno. Se ubican geográficamente en el centro y N. W. argentino. Una de las pocas referencias de interés consiste en la presencia de troncos petrificados de Leguminosas (Menéndez 1962).

TAFOFLORAS

El estudio sistemático de las plantas fósiles constituye el punto de partida para investigaciones de otro carácter, las que necesariamente deben cumplir con esta primera etapa de clasificación y determinación. Para poder aplicar los conocimientos que nos brindan los fósiles, debemos, en la primera instancia, agotar su estudio utilizando al máximo las técnicas y métodos más adecuados. Sólo así se podrán sacar conclusiones que tengan una mínima base de seguridad, en las diferentes aplicaciones que se puedan efectuar con las plantas fósiles.

Las aplicaciones que se realizan con los vegetales fósiles abarcan muchas y variadas disciplinas; entre otras, la Paleoclimatología, Paleoecología, Paleogeografía, Paleofitogeografía, Estratigrafía, etc.

A fines del siglo pasado y en lo que va del presente, se han producido dos enfoques básicos en el estudio de las plantas fósiles. Uno de ellos, el botánico, y otro el paleoflorístico. Los cultores de la primera línea, han concentrado su atención en ciertos grupos vegetales, prescindiendo en muchos casos del valor estratigráfico de los mismos; con ello, han podido establecer vínculos entre los representantes actuales de esos grupos y sus antecesores inmediatos o mediatos. A estos especialistas debemos fundamentalmente las caracterizaciones más detalladas de numerosos taxones, que de tal manera adquieren un *valor relativo* muy superior. La segunda línea, que quizás ha contado y cuenta con un mayor número de cultores, encara la investigación de conjuntos de restos vegetales (asociaciones paleoflorísticas), ya sea de un yacimiento, una formación o una edad determinada, frecuentemente restringidas a áreas geográficas delimitadas por fronteras naturales o políticas. Este tipo de trabajo puede desarrollarse a niveles muy variados. El más primario consiste meramente en una determinación de los elementos con fines estratigráficos, la que no necesariamente profundiza el aspecto botánico que se puede obtener del material. A medida que el aspecto botánico se profundiza, crece el valor de las determinaciones y es así como se encara el trabajo en los equipos modernos de investigación. Frecuentemente, los investigadores se encarrilan de acuerdo al tipo de fósil o fósiles que se encuentran en un yacimiento dado, y consecuentemente las limitaciones están impuestas de antemano.

En definitiva, todas las investigaciones sobre plantas fósiles conducen, de una u otra manera, a aclarar la historia del reino vegetal a

través de los distintos períodos geológicos. De tal forma, a medida que se desarrollaron los estudios paleobotánicos, comenzaron a esbozarse diferentes asociaciones paleoflorísticas que eran coetáneas en distintas áreas de la tierra y que podían o no tener una composición similar. Por otra parte, se reconocieron sucesiones de distintas tafofloras a través de los períodos geológicos en las mismas áreas terrestres. Necesariamente, el mayor o menor conocimiento de las asociaciones paleoflorísticas está en relación directa con el número de investigadores involucrados. Ya que la Paleobotánica, desde sus comienzos como disciplina independiente, fue cultivada casi exclusivamente en Europa y luego por extensión, en el Hemisferio Norte, se ha creado un marcado desnivel con respecto a los conocimientos de las tafofloras australes. En los últimos lustros, sin embargo, el conocimiento de las tafofloras australes está desarrollándose de una manera más intensa, y zonas que antes eran prácticamente poco o nada conocidas, tales como Antártida, Patagonia, Australia, etc., han aportado un caudal importante de material.

La distribución de las tafofloras en los diferentes períodos geológicos está ligada a la distribución de los océanos y tierra firme en el pasado. Sabemos que los continentes del pasado tuvieron una distribución muy distinta a los actuales. Es muy difícil precisar los límites de estas masas continentales, que por otra parte están supeditados a distintas interpretaciones derivadas de conceptos opuestos. Por una parte se sostiene que los continentes, básicamente ocupaban las mismas posiciones que actualmente, y que las transgresiones marinas y, consecuentemente las líneas costaneras, variaron por movimientos verticales de los grandes bloques terrestres. Por otra parte, se postula que los continentes del pasado han derivado, o en otras palabras, se han desplazado lateralmente. En este texto, desarrollaremos exclusivamente el aspecto paleoflorístico de los fósiles, sin entrar en consideraciones geológicas profundas. De esta manera no hablaremos de Continentes sino de Regiones Paleoflorísticas, que se caracterizan paleontológicamente por la presencia o dominancia exclusiva de ciertos macrotaxones.

El término *flora* utilizado para denominar asociaciones paleoflorísticas, es incorrecto (como su derivado de flórula), porque tiene su aplicación actual precisa: una flora necesita el conocimiento de todos los vegetales, grandes y pequeños y además, lo que es fundamental, íntegramente constituidos. En Paleobotánica es imposible contar con individuos completos y se trabaja con fragmentos de plantas. Es por ello que se ha propuesto utilizar para los conjuntos paleoflorísticos el

término de *tafoflora* (del griego *taphos*, que significa tumba), que corresponde a floras enterradas. La tafoflora es entonces el conjunto de restos vegetales enterrados y fosilizados en cualquier punto de la superficie terrestre; tal como los restos fosilizados representan una parte de un organismo preservado casualmente, la tafoflora representaría una parte de una flora del pasado geológico. Es por ello incorrecto llamar floras a lo que en rigor son tafofloras; es como si llamásemos organismo a una semilla, una hoja o un tronco. Destaquemos que el estudio de las partes a menudo nos permite reconstruir, más o menos correctamente, el organismo íntegro; de la misma manera, con el estudio de las tafofloras podemos sacar ciertas conclusiones sobre las floras del pasado geológico.

La delimitación de las regiones paleoflorísticas puede efectuarse con relativa exactitud a través del Cenozoico; bajando en la escala geocronológica, si bien los límites precisos desaparecen, podemos definir Regiones a través de todo el Mesozoico y aún Paleozoico Superior (Carbónico y Pérmico). Pero más allá de estos períodos, no es posible tener ya una idea coherente sobre las distintas Regiones debido a la pobreza de las tafofloras y al número, aún reducido, de yacimientos plantíferos conocidos en todo el mundo.

A partir del Período Carbónico y durante los Períodos Pérmico y Triásico, reconocemos una Región Paleoflorística Austral, coincidente con la masa continental llamada Gondwana, en la que se integraron los hoy separados continentes de Antártida, Australia (y zonas adyacentes como Tasmania, Nueva Zelandia y aún Nueva Guinea), la parte sur de América del Sur, la parte austral de Africa, y la India. Esta Región mantiene aún su fisonomía durante el Jurásico. En el Cretácico, sin embargo, ya las diferentes unidades que la componen parecen separarse, sea por deriva o por hundimiento de bloques e invasión de grandes masas de agua. En este sentido, siguen manteniendo una notable similitud paleoflorística la parte austral de Sudamérica, Antártida y Australia, similitud que aún se perfila en el Período Terciario.

En el Hemisferio Norte, durante el Carbónico se reconocen en cambio tres grandes Regiones: 1) Región Nordatlántica o Euroamericana, que vincula parte de América del Norte con Europa; 2) Región Angárica, que comprende el norte y el nordeste de Asia (gran parte de Siberia) y 3) Región Cataysica, que comprende el este asiático y, por lo visto, parte de América del Norte. Básicamente, estas regiones se reconocen a través del Pérmico, hasta el Cretácico Inferior, varian-

do muy poco en cuanto a la extensión geográfica que le hemos asignado.

El conocimiento de cada una de las regiones que se han mencionado varía de acuerdo al número de trabajos realizados en ellas. Por ejemplo, la Región Nordatlántica está bien caracterizada por el elevado número de contribuciones aportadas, por la importante cantidad de investigadores que han trabajado con diferentes criterios, y también por la cantidad de yacimientos explotados en más de una ocasión a través de 150 años. La exploración de los terrenos en muchos países ha sido minuciosa, a escalas a veces muy pequeñas; ello ha permitido reconocer prácticamente la mayor parte de los afloramientos fosilíferos y disponer con dicho caudal informativo de una continuidad geográfica que se acercaría a la ideal. De esta manera, en las regiones bien estudiadas se han podido reconocer variaciones paleoflorísticas en función de la distribución geográfica, con lo cual se definieron provincias paleoflorísticas y se esbozaron zonas o franjas paleoclimáticas.

BREVE RESEÑA DE LA HISTORIA DEL REINO VEGETAL EN LAS DIFERENTES REGIONES PALEOFLORISTICAS

Los primeros vestigios de vegetales terrestres se remontan al Período Devónico. No poseemos aún datos fehacientes de vida terrestre anterior, por lo menos en forma de conjuntos o asociaciones paleoflorísticas caracterizadas por varios y diversos taxones. Restos fragmentarios se han citado ya en el Silúrico y aún en períodos más antiguos.

En el Devónico aparece en todo el globo la "Tafoflora de las Psilofitales" con los géneros *Psilophyton*, *Rhynia*, *Zosterophyllum*, *Asteroxylon*, etc. En general, las primeras plantas fueron de talla reducida. Sin embargo, hacia las postrimerías del período aparecen formas leñosas: *Dadoxylon*, las Progimnospermópsidas *(Callixylon* y *Archaeopteris)*. Básicamente, la vegetación es pteridofítica, con las Psilofitales que se extinguen en el mismo período, las primeras Articuladas *(Hyenia, Sphenophyllum)*, Licópsidas *(Drepanophycus, Protolepidodendron)* y Filicópsidas (Primofilices).

Carbónico. — En la base del Carbónico aparecen con cierta predominancia algunos géneros como *Rhacopteris, Sphenopteridium, Fryopsis, Triphyllopteris, Lepidodendropsis, Archaeocalamites*, etc. Paulatinamente, estas tafofloras se diversificaron comenzando a dominar otros géneros como *Mesocalamites* (luego *Calamites*), *Sphenophyllum, Lepidodendron, Sigillaria, Lepidophloios*, muchas Primifilices, Pteridospermas *(Medullosa, Lyginopteris)*, *Cordaites*, etc. En el Carbónico más Superior, el número de géneros y especies se eleva notablemente, y a la par de los recién mencionados aparecen *Psaronius, Oligocarpia, Senftenbergia, Asterotheca, Pecopteris, Alethopteris*, las primeras Ginkgoales y Coniferales. Este momento marca un acmé de muchos géneros y aún familias para esta Región.

Las tafofloras de Europa y USA están convenientemente estudiadas. De esa manera se han podido establecer zonas paleoflorísticas en algunos países. En USA, recientemente Read y Mamay (1964) reconocieron las siguientes zonas para el Carbónico y Pérmico.

En el Mississippiano (Carbónico Inferior hasta el Namuriano Inferior inclusive, de la escala europea), desde abajo:

1) zona con *Adantites* sp. que tiene géneros como *Rhacopteris, Rhodea, Lepidodendropsis*, etc.
2) zona de *Triphyllopteris*, con *Fryopsis* (ex *Cardiopteris*), *Lepidodendropsis*, etc.
3) zona de *Fryopsis* y *Sphenopteridium*, donde aparecen los primeros *Neuropteris, Sphenopteris, Lepidodendron, Archaeocalamites*, etc.

Para el Pennsylvaniano (Carbónico Superior) se reconocen las siguientes zonas:

4) zona de *Neuropteris pocahontas* y *Mariopteris eremopteroides*, junto con *Calamites, Sigillaria, Lepidodendron*, etc.
5) zona de *Mariopteris pottsvillea* y *Aneimites*, con *Lepidodendron, Calamites, Sphenophyllum*, etc.
6) zona de *Neuropteris tennesseeana* y *Mariopteris pygmaea*, junto a *Ovopteris, Alloiopteris, Alethopteris*, etc.
7) zona de *Megalopteris* sp. junto a *Pecopteris, Neuropteris, Sphenopteris*, etc.

8) zona de *Neuropteris tenuifolia*, junto a *Mariopteris*, *Pecopteris*, *Sphenophyllum*, etc.
9) zona de *Neuropteris rarinervis*, que marca la aparición de "pecopterídeas cyateóideas".
10) zona de *Neuropteris flexuosa* que marca la aparición de numerosas *Pecopteris*.
11) zona de *Lescuriopteris* sp., con *Pecopteris*, *Neuropteris*, *Alethopteris*, etc.
12) zona de *Danaeites* sp., que marca el tope del Carbónico.

Las zonas del Pérmico son:

13) zona de *Callipteris*, con numerosas *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Sphenophyllum*, aparición de *Taeniopteris*, etc.
14) zona de las *Gigantopteris* más antiguas, *Glenopteris* y *Supaia*, que aparte de elementos cataysicos presenta elementos nordatlánticos, como *Taeniopteris*, *Callipteris*, *Walchia*, *Sphenophyllum*, etc.
15) zona de las *Gigantopteris* más modernas, donde aparece *Pterophyllum*.

Pérmico. — En este período comienzan a mermar numéricamente los taxones vegetales. Se extinguen géneros como *Calamites*, *Annularia*, *Sphenophyllum*, las licópsidas arborescentes, las Primofilices, Pteridospermas, Cordaitales y las Lebachiáceas. Pocos taxones son característicos para el período, entre ellos algunos géneros de articuladas aún poco caracterizadas, el género *Callipteris*, y hacen su aparición ciertas coníferas, de la familia Voltziaceae. En el ocaso del Pérmico se cierra un ciclo de la vida vegetal en la Región Noratlántica, ciclo que comenzó a desarrollarse en el Carbónico Inferior. Muy pocos son los elementos que pasarán a integrar la tafofloras mesozoicas.

Triásico. — Hay un notorio cambio paleoflorístico en esta Región. Las grandes Licópsidas desaparecen y sólo queda un representante, exclusivo del período, de talla más reducida: *Pleuromeia*. Las articuladas gigantes también desaparecen y comienzan a desarrollarse las formas herbáceas, como *Equisetites*. El último vestigio del esplendor paleozoico lo constituye el género *Neocalamites*. Se produce un gran cambio en las Filicópsidas: persiste aún el género *Asterotheca* hasta el fin de período, y aparece *Marattiopsis;* comienza a predominar el morfogénero *Cladophlebis*, en gran parte perteneciente a las Osmundáceas, que también se hallaban representadas por *Todites*. Se conocen representantes de Gleicheniáceas, pero la familia que abruptamente se desarrolla hacia fines del período es la de las Dipteridáceas *(Dictyophyllum, Thaumatopteris, Hausmannia, Clathropteris)*. Las Matoniáceas están representadas por *Laccopteris*. Las Pteridospermas también cambian de elenco. Aparece *Thinnfeldia* y se expanden las Peltaspermáceas *(Lepidopteris)*, que ya hicieran su debut a fines del Pérmico. También aparecen las Caytoniales, y las Bennettitales empiezan a diversificarse, reconociéndose varios géneros: *Pterophyllum*, *Wiellandiella*, *Anomozamites*, *Otozamites*, etc. Las Cycadales están representadas por *Nilssonia* y *Palaeocycas*. Comienzan a diversificarse las Ginkgoales de las que se conocen muchos géneros, entre ellos *Baiera*, *Sphenobaiera*, *Ginkgoites*, etc. Finalmente, las Coníferas también están presentes con otros géneros como *Voltzia*, *Stachyotaxus*, las podozamitáceas; pero el grupo aún no es dominante.

El tipo general de asociación paleoflorística del Triásico, perdura con variantes hasta fines de la Era Mesozoica, cuando nuevamente se produce un cambio brusco con el advenimiento de las Angiospermas.

Jurásico. — El cambio paleoflorístico es poco marcado; muchos géneros presentes en el Triásico subsisten, y sólo se detecta una variación a nivel específico. Comienzan a preponderar las Coníferas con varios géneros importantes, como *Palyssia*, *Araucarites*, *Cheirolepidium* y morfogéneros como *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Elatides*, Las Ginkgoales siguen representadas por muchos géneros, principalmente *Ginkgoites*, *Baiera*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* y *Eretmophyllum*. Las Bennettitales continúan prácticamente con los mismos géneros, agregándose como dominantes *Williamsonia*, *Ptilophyllum*, *Zamites*, etc. Las Cycadales y Caytoniales también continúan como elementos importantes. Comienzan a mermar las Pteridospermas, desapareciendo las Peltaspermáceas, persistiendo *Thinnfeldia* y *Pachypteris*. Las Filicópsidas continúan siendo componentes importantes de las asociaciones, incluyendo ciertos géneros típicos del período, como *Coniopteris*, *Klukia*, Osmundáceas, Dipteridáceas, etc. Las Articuladas subsisten con *Equisetites* y los últimos representantes de *Neocalamites*. Las Licópsidas son raras y están representadas sólo por formas herbáceas.

Cretácico. — Este Período, desde un punto de vista paleobotánico puede dividirse en dos etapas, una inferior, en la cual los componentes vegetales de las asociaciones son básicamente similares a las del Período Jurásico y una etapa superior que se caracteriza por la bru-

ca aparición de las Angiospermas, hecho que cambia totalmente el panorama y da origen a un tipo de flora que es el que aún hoy perdura. Esta irrupción se produce, con los datos hasta ahora disponibles, en la época aptiana o sea en la parte alta del Cretácico Inferior (según la división bipartita del período). Entre los helechos encontramos algunos que son característicos del Eocretácico. Las Gleicheniáceas tienen su acmé en esa época, como así también las Schizaeáceas (*Ruffordia, Schizaeopsis*, etc.). Varios géneros de posición sistemática aún incierta como *Weichselia, Onychiopsis, Feronia*, etc., son asimismo característicos del Eocretácico. La diminuta licópsida *Nathorstiana* ha sido hallada por ahora en esa Región en estratos del Cretácico Inferior.

Las Gimnospermas continúan representadas prácticamente con los mismos taxones que vivieron en el Jurásico. No se registra aparición o desaparición de taxones mayores.

En el Neocretácico es cuando se produce un cambio radical de las tafofloras, con la aparición de las Angiospermas y la declinación o desaparición de numerosas Gimnospermas. Se extinguen totalmente las Pteridospermas, Caytoniales y Bennettitales. Merman notoriamente las Ginkgoales y las Cycadales, mientras que entre las Coníferas merman o desaparecen las Cheirolepidiáceas, Podozamitáceas, Araucariáces y persisten o se incrementan las Pináceas, Cupressáceas y Taxodiáceas. Entre los helechos, merman los grupos conspicuos del Mesozoico, tales como las Gleicheniáceas, Dipteridáceas (que desaparecen en esta región), Schizaeáceas y comienzan a diversificarse las Polypodiáceas en sentido amplio.

REGION CATAYSICA

La información paleobotánica que poseemos de ésta y de las regiones que se analizarán subsecuentemente es mucho más magra que la obtenida para la Región Nordatlántica. La delimitación de esta región no es siempre clara; durante el Paleozoico, incluye los hoy territorios de China, Corea, Japón y quizás parte de América del Norte. En el Triásico, parece extenderse más hacia el SE asiático (Vietnam, etc.). Especialmente los límites australes de esta región se pierden en lo que hoy es la Polinesia, en algunas de cuyas innumerables islas se han hallado ocasionalmente testigos paleobotánicos, que momentáneamente no aclaran el problema.

Carbónico-Pérmico. — Las Articuladas se hallan representadas por géneros cosmopolitas, como *Calamites, Annularia, Sphenophyllum*. Un género característico y frecuente de esta región es *Lobatannularia*, como asimismo el grupo de las Tingiales. De las Licópsidas se mencionan los géneros *Lepidodendron* y *Sigillaria*. Las Filicópsidas están bien representadas por diversos géneros como *Oligocarpia, Asterotheca, Ptychocarpus* y frondes de *Cladophlebis, Pecopteris*, etc. Probables Pteridospermas son *Neuropteris, Callipteridium* y *Odontopteris*. Un género de fronde que es característico de esta región es *Gigantopteris* (ahora el mismo ha sido dividido en varios por Asama, 1959) y en U.S.A., el género *Supaia*. Entre las Gimnospermas hallamos Ginkgoales como *Baiera, Saportaea;* las Cordaitales también estaban representadas y las Coníferas eran extremadamente raras.

Triásico. — Paralelamente a lo que ocurre en otras regiones, el cambio paleoflorístico entre las eras paleozoica y mesozoica es brusco. Las Articuladas se hallan representadas por *Equisetites, Neocalamites* y *Schizoneura*. De las Licópsidas arborescentes sólo se cita *Pleuromeia*. Las Filicópsidas están representadas por otros géneros, como *Marattiopsis, Todites*, las Dipteridáceas y también *Asterotheca*. Entre las Pteridospermas se citan *Lepidopteris* y *Thinnfeldia*. Las Bennettitales hacen su aparición con los géneros *Pterophyllum* y *Otozamites*. Las Cycadales están presentes con *Ctenis* y *Pseudoctenis*, mientras que las Ginkgoales con los géneros *Ginkgoites* y *Baiera*. Las Coníferas están presentes con los géneros *Podozamites* y *Araucarites* y las Caytoniales con *Sagenopteris*.

Jurásico. — Pocos cambios ofrecen las tafofloras de estos períodos. Perduran géneros como *Equisetites, Neocalamites, Marattiopsis, Todites, Cladophlebis*. Aparecen géneros típicos del período como *Klukia* y *Coniopteris*. Entre las Bennettitales se mencionan ya *Ptilophyllum, Pterophyllum, Otozamites, Sphenozamites, Anomozamites*, etc. *Nilssonia* comienza a dominar mientras que en las Ginkgoales se registran *Ginkgoites, Baiera, Czekanowskia* y *Phoenicopsis*. Las coníferas continúan contando con *Podozamites* como el género más representativo.

Cretácico. — De los helechos, se registra la presencia de *Todites, Osmunda, Klukia, Ruffordia, Gleichenites, Coniopteris, Onychiopsis, Nathorstia, Hausmannia*, etc. Entre las Pteridospermas se mencionan *Thinnfeldia* (última aparición) y *Sagenopteris*. Entre las Ginkgoales continúan persistiendo los mismos géneros que en el Jurásico, al igual

que las Bennettitales. Entre las Cycadales se registra un repunte de *Ctenis* y *Nilssonia*, mientras que entre las Coníferas hay más variedad de géneros: *Brachyphyllum*, *Cyparissidium*, *Elatides*, *Podozamites*, *Sequoia*, *Taxites* y otros.

REGION ANGARICA

Hace pocas decenas de años que los estudios paleobotánicos efectuados en tafofloras de Siberia y Mongolia revelaron la existencia de muchos vegetales fósiles que, en distintas épocas geológicas, eran en parte diferentes a los tipos clásicos reconocidos para las demás regiones paleoflorísticas. De tal manera nació el concepto de "Floras de Kuznetsk-Tungussk" primero, y luego de "Angara", denominación basada en el nombre del río homónimo que con sus afluentes irriga vastas regiones siberianas. El conocimiento de las diferentes tafofloras está aún en estado casi embrionario, aunque se han descripto ya más de 600 elementos sólo para el Paleozoico (Neuburg 1961). Llama la atención el hecho de que existan géneros que suelen ser comunes con elementos de otras regiones en diferentes épocas geológicas.

En el Paleozoico, las series angáricas comienzan con representantes devónicos de un tipo cosmopolita: "el complejo de la flora de *Archaeopteris*". En el Carbónico Inferior se reconocen tres asociaciones que corresponderían al Viseano-Namuriano de Europa. La inferior, contiene los géneros *Cyclostigma*, *Lepidodendropsis*, *Archaeocalamites*, *Aneimites*, *Rhacophyton*, etc. En la sección media, junto a estos elementos aparece *Angarodendron*, una lepidófita endémica de esta región. En la parte superior, aparecen otros elementos endémicos entre los cuales se destaca el género *Angaropteridium* (muy semejante al género europeo *Fryopsis*, ex *Cardiopteris*). Estas tres asociaciones suelen reunirse bajo la denominación de "Flora de Lepidophytales", dado que las mismas son los elementos dominantes. Las asociaciones siguientes, se reúnen en cambio bajo la denominación de "Flora de Cordaitales". En ésta se reconocen también tres asociaciones. La más antigua, contiene en un fondo de *Noeggerathiopsis* y *Cordaites*, restos de *Angarodendron* (en extinción), *Angaridium*, *Gondwanidium*, *Ginkgophyllum*, *Angaropteridium*, neuropterídeas, sfenopterídeas y las primeras pecopterídeas. *Annularia*, *Sphenophyllum*, *Paracalamites* y semillas del tipo *Samaropsis*, también son frecuentes. Estas tafofloras son paralelizadas con las Westfalianas y Stefanianas de Europa. La asociación

siguiente, correlacionada en términos generales con el Pérmico Inferior, contiene numerosas Cordaitales y muestra una paulatina desaparición de géneros como *Angaridium*, *Angaropteridium*, etc. Se desarrollan notablemente las Briofitas (*Intia*, *Salairia*, etc.); *Phyllotheca*, *Annularia*, *Annulina*, *Paracalamites* dominan entre las Sfenópsidas, y *Lophoderma* y *Viatscheslavia* son comunes entre las Licópsidas. Las *neuropterídeas* y las *pecopterídeas* también son comunes, y aparecen géneros como *Pursongia* (recientemente referido a las Glossopteridales por Zimina, 1967). También se registra la presencia del morfogénero *Barakaria*, común en el Pérmico Inferior de India (Neuburg 1954). La tercera asociación se caracteriza por Cordaitales de hojas más pequeñas y venación densa. Nuevas Briofitas siguen desarrollándose junto a *Phyllotheca*, *Schizoneura* y *Annulina* entre las Sfenópsidas. Aparece *Callipteris* y otros géneros de forma: *Comia*, *Compsopteris*, *Taeniopteris*, *Syniopteris*, *Iniopteris*, etc., característicos de Angara, junto a otros géneros como *Rhipidopsis*, *Pursongia* (= *? Glossopteris*). Esta etapa paleoflorística suele referirse al Pérmico Superior.

El desarrollo de las tafofloras en la región angárica continuó casi sin interrupción hasta el Terciario inclusive. En el Período Triásico se nota un empobrecimiento florístico; en el Triásico Inferior y Medio se destaca la presencia de *Pleuromeia* y *Thinnfeldia*, *mientras* que en el Triásico Superior comienzan a aparecer los elementos que caracterizan la "Flora Mesozoica": *Neocalamites*, *Clathropteris* y *Hausmannia*, *Cladoplebis*, *Taeniopteris*, etc. Ya en el Jurásico, y a estar con los conceptos recientes de Vajrameiev (1964), se definen las siguientes regiones: Región Sibírica, que correspondería a la primitiva Angárica pero geográficamente más limitada: Región Euroasiática que comprendería las provincias Europea, de Asia Central y Asia Oriental (ésta quizás equivalente a la región Cataysica). Esta división en regiones y provincias se ajustaría a franjas o zonas paleoclimáticas. Así, la región Sibírica al NE de Asia habría tenido floras de un tipo climático moderado mientras que la Región Eurasiática, que corre como una franja que abarca Europa, Asia Central y Asia Oriental, tuvo el desarrollo de una flora de un tipo más cálido. Las fluctuaciones entre las dos regiones durante el Jurásico y el Cretácico se registrarían en ambos lados de una línea imaginaria, inclinada con respecto al Ecuador, que iría desde el Norte de Escandinavia hasta el Sur de la Isla Sajalin (al norte de Japón). En la Región Sibírica tenemos pues las siguientes características paleoflorísticas.

De las Pteridofitas dominan ampliamente las Filicópsidas; las Dip-

teridáceas *Clathropteris* (Jurásico Inferior y Medio), *Dictyophyllum* (Jurásico Inferior al Cretácico Inferior) y *Hausmannia*. Las Gleicheniáceas aparecen en el Jurásico Superior y persisten en el Cretácico Inferior. *Coniopteris* domina con muchas especies desde el Jurásico Inferior al Cretácico Inferior inclusive; *Todites* está confinado al Jurásico Inferior y Medio; *Klukia*, *Ruffordia*, *Onychiopsis*, *Asplenium* y *Nathorstia* al Cretácico Inferior. El morfogénero *Cladophlebis* es dominante en el Jurásico Inferior y declina paulatinamente hacia el Cretácico Inferior donde está representado aún por más de 10 especies. *Sphenopteris* asimismo es componente importante en este lapso, especialmente en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior. Algunos morfogéneros son endémicos a esta región durante el Cretácico Inferior, tales como *Arctopteris*, *Jacutopteris* y *Disorus*. Entre las Pteridospermas, *Thinnfeldia* persiste hasta el Cretácico Inferior y *Ptilozamites* se halla confinado al Liásico, mientras que *Sagenopteris* es la única Caytonial conocida en el Jurásico Medio y Cretácico Inferior. Numerosos son los géneros de Ginkgoales conocidos para la Región Sibírica. Dominan a través de todo el Jurásico y Cretácico Inferior: *Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*, *Phoenicopsis* son los más frecuentes; *Ginkgoidium*, *Pseudotorellia*, *Czekanowskia* y *Leptostrobus* son en cambio menos abundantes; ciertos géneros tienen distribución estratigráfica más limitada; *Arctobaiera* y *Stephanophyllum* en el Cretácico Inferior y *Macrotorellia* en el Liásico.

Las Bennettitales y las Cycadales también son importantes; géneros como *Anomozamites*, *Pterophyllum*, *Nilssonia* y *Taeniopteris* se extienden en todo el Jurásico y el Cretácico Inferior. Otros son endémicos, como *Aldania*, *Amuriella*, *Bureja*, *Heilungia*. Llama la atención la ausencia o pobreza de géneros como *Otozamites*, *Zamites* y *Ptilophyllum*. Las Coníferas están asimismo bien representadas con géneros como *Elatides*, *Elatocladus*, *Pagiophyllum*, *Pityophyllum*, *Schizolepis* y especialmente *Podozamites*, que se halla presente tanto en el Jurásico como en el Cretácico Inferior. Ya en el Jurásico Superior y en el Cretácico Inferior aparecen *Cephalotaxopsis*, *Abietites*, *Cyparissidium*, etcétera. *Brachyphyllum* está en cambio magramente representado en el Jurásico.

También en esta Región Paleoflorística, se produce el cambio bastante brusco de las tafofloras hacia mediados del Período Cretácico, tal como en las demás regiones, con la extinción de diversos grupos de Gimnospermas, merma notoria de otros y aparición, primero incipiente, y luego masiva de las Angiospermas. Tal paralelismo es, por lo tanto, cosmopolita, y marca una etapa de la vida vegetal que tiene importancia estratigráfica.

REGION GONDWANICA

Esta Región Paleoflorística abarca áreas geográficas actualmente disyuntas. Durante el Paleozoico, existió evidentemente un vínculo florístico entre gran parte de América del Sur, Africa Central y Sur, India, Oceanía y Antártida. Dichos vínculos persisten hasta el Cretácico Inferior. Sin embargo, con el advenimiento de las Angiospermas (Cretácico Inferior alto y Cretácico Superior) en la Región Gondwánica se esbozan claramente diferencias florísticas; siguen estrechamente vinculadas (hasta prácticamente el Cuaternario) Australia, Antártida y parte austral de Sudamérica, más precisamente Patagonia; mientras que India y Africa pierden en gran parte la semejanza florística que caracterizaba los períodos anteriores.

La historia florística de la Región Gondwánica, es seguramente la más interesante del reino vegetal, por cuanto presenta problemas de variada magnitud en áreas vastas que hoy perdieron continuidad geográfica. Es difícil precisar el origen de la Región Gondwánica. Pocos son los elementos florísticos del Devónico que conocemos; gran parte de los mismos están confinados en Australia, pocos en Sudamérica y Africa. En Australia reconocemos algunos géneros como *Baragwanathia*, *Zosterophyllum*, *Hostimella*, *Schizopodium*, *Protolepidodendron*, etc. En América del Sur, principalmente en Brasil, se han mencionado *Haplostigma*, *Protolepidodendron*, *Archaeosigillaria*, *Palaeostigma*, etc. Además, en las Islas Malvinas se han citado *Horneophyton* y *Hostimella*. No mencionamos aquí los restos de la Quebrada de la Chavela en la provincia de San Juan, por cuanto existen controversias acerca de la datación de las capas portadoras de los vegetales descriptos por Frenguelli (véase Cuerda, Wagner y Arrondo, 1968). Para Africa del Sur recientemente Plumstead ha descripto (1966) *Dutoitia*, *Palaeostigma*, *Drepanophycus*, *Protolepidodendron*, *Archaeosigillaria*, *Leptophloeum*, *Haplostigma*, *Platyphyllum*, etc.

Como se aprecia, son pocos los elementos hasta ahora citados: algunos son cosmopolitas y otros endémicos. Los yacimientos son muy escasos y la preservación del material suele ser precaria y aún mala. Si unimos a este hecho la manifiesta simpleza morfológica de muchos

vegetales devónicos, y por lo tanto la falta de caracteres diagnósticos, entonces poco podemos hacer para una correcta apreciación botánica de los elementos estudiados. Concretamente, no podemos estar seguros de la existencia de la Región Paleoflorística Gondwánica, como una unidad, en el Período Devónico.

Mientras que en las otras regiones paleoflorísticas, durante el Período Carbónico la vegetación experimenta una rápida evolución en cuanto a diferenciación de formas, en el Gondwana en general, las tafofloras están pobremente representadas. Se suma a ello la problemática cronológica aún poco esclarecida.

En Australia se reconocen dos zonas (o tafofloras) ; la inferior con dominancia de *Lepidodendron*, seguida por la flora de *Rhacopteris*. Los géneros más representativos de ambas son pocos, destacándose entre las Licópsidas, *Cyclostigma* y *Ulodendron*, entre las Sfenópsidas *Calamites*, y morfogéneros como *Adiantites*, *Cardiopteris*, *Sphenopteris*, etc.

En India, sólo se han reconocido restos de *Rhacopteris* junto con *Sphenopteridium*. En Antártida y en Africa no se conocen elementos carbónicos. En América del Sur, en cambio, se conocen más localidades plantíferas. En Perú, se ha descripto una tafoflora mississippiana que comprende los géneros *Lepidodendropsis*, *Cyclostigma*, *Calamites*, *Sphenopteris*, *Rhacopteris*, *Triphyllopteris* y *Adiantites*. En Brasil, también para el Carbónico Inferior, se han citado *Adiantites*, *Cardiopteridium*, *Kegelidium*, *Lepidodendropsis*, *Paulophyton* y *Rhodea*.

Si comparamos estas pobres listas con sus coetáneas del Hemisferio Norte, notaremos la presencia de géneros comunes, tales como *Lepidodendropsis*, *Adiantites*, *Sphenopteridium*, etc., pero con un número de especies mucho más reducido.

En Argentina son pocas las tafofloras carbónicas descriptas; generalmente hay menciones o determinaciones circunstanciales, faltando (como en el resto del Gondwana) un trabajo de tipo sistemático detallado. Por ahora, uno de los elementos más frecuentes es el género *Rhacopteris*, que se halla asociado a articuladas del tipo *Mesocalamites* y verticilos del tipo *Asterophyllites*, además de *Sphenopteridium* (dado como *Sphenopteris*, *Eremopteris* y *Adiantites* en parte) y una licópsida herbácea. Esta asociación caracteriza íntegramente a la Formación Tupe, cuya edad ha sido recientemente asignada al Carbónico Superior bajo. Las menciones de géneros como *Neuropteris* ha sido descartada. Otro elemento que integra la misma asociación es una cardiopterídea (similar a *Angaropteridium*) y *Aneimites* (similar a algunas especies norteamericanas). Estos pocos elementos caracterizan lo que en parte se conocía como "Piso Paganzo I". Asociaciones algo más modernas no han sido bien caracterizadas. En ellas aparecen las primeras Coníferas, Cordaitales, *Gondwanidium*, etc., y merma o desaparece la especie *Rhacopteris ovata*.

Resumiendo los conocimientos, nos encontramos con que las tafofloras carbónicas gondwánicas son más pobres que sus coetáneas de las demás regiones paleoflorísticas, pero aún así, presentan elementos comunes a nivel genérico (morfogéneros en la mayoría de los casos). Hay ausencias notables, manifestadas por la falta absoluta de géneros que fueron dominantes en el norte durante el Carbónico, especialmente Carbónico Superior. Faltan *Sphenophyllum*, *Asterotheca*, *Neuropteris*, *Alethopteris*, etc. (algunos de estos aparecerán bruscamente en las tafofloras del Pérmico más Inferior). Ya pues, durante el Carbónico se puede aceptar el esbozo de una Región Paleoflorística Gondwánica, con tafofloras muy similares en composición, pero marcadamente empobrecidas.

Así el panorama, acaece un gran cambio paleoflorístico en el ámbito Gondwánico. Este cambio, si bien brusco, renueva casi íntegramente los elencos plantíferos, de tal manera que son pocos los elementos carbónicos que perduran en el Pérmico, y éstos solo alcanzan a sobrevivir durante los primeros momentos de esta notable expansión. La problemática que rodea este momento histórico es muy compleja, y por lo tanto de gran interés científico. En primer lugar, existen discrepancias de opiniones sobre el exacto tiempo geocronológico de la aparición del grupo que caracteriza la Región Gondwánica durante todo le Período Pérmico, las Glossopterídeas. En la literatura especializada, las opiniones varían llamativamente: mientras que algunos autores ubican este acontecimento en los comienzos del Carbónico Superior, otros en cambio lo consideran como Pérmico Inferior. No faltan aquellas que ecléctica mente lo ubican en el Carbónico Superior más alto (Stefaniano de la escala europea). Es quizás estéril la discusión, hasta tanto se disponga de evidencias conseguidas por otras fuentes de información, tales como las derivadas de la micropaleontología, palinología o paleontología de invertebrados. Digamos que estas evidencias se están acumulando paulatinamente, y ellas en su mayoría, parecen ubicar el inicio del ciclo sedimentario con tafofloras de Glossopterídeas en el Carbónico más alto o francamente en el Pérmico Inferior.

En algunos sectores de la Región Gondwánica, las tafofloras con Glossopterídeas parecen ser casi "puras", con restos de ese grupo en total dominancia(por ejemplo en Australia o en Antártida). Sin embargo, en otros sectores, principalmente en América del Sur, Sudáfrica y en menor grado en India y Nueva Guinea, junto a las Glossopteridales se hallan elementos que tienen un decidido parecido con taxones nórdicos, a niveles genérico y aún específico. Es llamativo el hecho de que tales elementos, que fueron llamados "elementos de mezcla", en las regiones nórdicas aparecen en el Carbónico más superior (Stefaniano) o en el Pérmico Inferior. Pero más curioso aún es el hecho de que ninguno de esos elementos posee antecesores en nuestras tafofloras gondwánicas de épocas inmediatamente anteriores, del Carbónico pre-Stefaniano, mientras que todos ellos poseen tales antecesores en tafofloras nórdicas. Tal hecho, que necesita aún plena confirmación con el estudio concienzudo de las tafofloras gondwánicas del Carbónico, es sugestivo para algunos paleobotánicos, que piensan en la posibilidad de una corriente floral que provino del norte durante el Carbónico más alto. Por el contrario, otros investigadores postulan que tales formas de mezcla representan taxones que han tenido una evolución paralela en el ámbito gondwánico, descartando la posibilidad de migraciones, las que por supuesto implicarían cercanía geográfica del Continente de Gondwana con las otras masas terrestres coetáneas. Ambas hipótesis han cristalizado recientemente en trabajos de algunos investigadores (Asama, 1966; Plumstead, 1963; Archangelsky y Arrondo, 1968, etc.).

Veamos ahora la composición paleoflorística del Pérmico Gondwánico. Los elementos paleobotánicos que conocemos del Carbónico y que pasan a asociarse con *Gangamopteris* y *Glossopteris* son pocos: una especie de *Rhacopteris*, hallada en Argentina, una especie de *Gondwanidium* que se conoce más ampliamente en el Gondwana, y *Cordaites*, que integra siempre en un plano secundario la asociación con las Glossopterídeas. Nuestro magro conocimiento de las Articuladas y de las Licópsidas no nos permite comparar a nivel genérico las formas carbónicas con las pérmicas. *Lepidodendron*, *Lycopodiopsis*, *Eligodendron*, son géneros que no se hallan aparentemente en el Carbónico Gondwánico pero sí dominan en el Pérmico Inferior. De la misma manera, las Calamitáceas referidas a *Calamites* y sus verticilos de *Annularia*, no resisten una comparación efectiva con formas Carbónicas. El género *Schizoneura*, en cambio, es característico a todas las tafofloras gondwánicas, y también fue citado para Cataysia. En

Argentina aún no se ha encontrado. En cambio, aparece el Orden Sphenophyllales, con varias especies en todo el ámbito gondwánico. Recordemos que *Sphenophyllum* en todas las demás regiones se reconoce ya a partir del Devónico más superior y perdura hasta el Pérmico Inferior. De la misma manera, entre las Filicópsidas, aparecen las Marattiales con el género *Asterotheca*, que tiene varias especies en Sudáfrica y Sudamérica; además, otros géneros de frondes fértiles como *Dizeugotheca*, que por ahora es exclusiva del Gondwana. En estas mismas áreas, se reconocen numerosas especies de los morfogéneros *Pecopteris* y *Sphenopteris* (en una menor proporción han sido citados también en India y Australia). Algunas especies son idénticas o muy parecidas a especies nórdicas, como por ejemplo *P. feminaeformis (P. unita)*. Los troncos de Asterothecáceas, referidos al género *Psaronius*, se han reconocido en Brasil.

Las Glossopteridales con sus distintos géneros de hojas, fructificaciones y troncos, son conocidas en todo el ámbito gondwánico. Las menciones de *Glossopteris* y *Gangamopteris* en áreas marginales y lindantes con el Gondwana, como la Región Paleoflorística de Cataysia, se han multiplicado en años recientes y son motivo de profundas controversias.

Las Coníferas gondwánicas son aparentemente endémicas, con sus géneros *Paranocladus*, *Walkomiella* y *Buriadia*. Restos magros de Ginkgoales, referidos a los géneros *Ginkgoites*, *Baiera* y *Ginkgophyllum* se conocen en Sudáfrica y Sudamérica. Ciertos morfogéneros, como *Barakaria*, parecen ser muy característicos del Pérmico gondwánico y fueron citados también en la Región Angárica.

Con el ocaso del Paleozoico, se cierra asimismo en el Gondwana un capítulo de su historia vegetal. La tafoflora de *Glossopteris* pierde la mayor parte de sus componentes que se extinguen en el Período Pérmico. El lapso durante el cual se produce un cambio paleoflorístico, ubicado entre el Pérmico Superior y Triásico Inferior no está bien representado en nuestro hemisferio por formaciones portadoras de abundantes vegetales (ni tampoco parecen estar bien datadas). Lo cierto es que paralelamente a lo que ocurrió en otras regiones paleofloríticas, las tafofloras pérmicas son completamente diferentes a las triásicas. En el Gondwana, durante el Triásico encontramos un notable empobrecimiento de Licópsidas y Sfenópsidas (aquéllas prácticamente desaparecen en sus formas arborescentes); comienza a destacarse el género *Equisetites*, y persisten las formas semiarborescentes con el género *Neocalamites*. En los helechos perduran aún las Asterothecáceas,

pero aparecen otras familias más importantes; en primer lugar las Dipteridáceas, con los géneros *Thaumatopteris*, *Dictyophyllum*, *Hausmannia*, *Clathropteris;* luego las Osmundáceas con *Osmundacaulis* y *Cladophlebis*, y en menor grado otras familias, como las Dicksoniáceas *(Coniopteris)*, etc.

Desaparecen las Glossopteridales y su lugar pasa a ser ocupado por las Pteridospermas referidas a las familias Corystorpermáceas y Peltaspermáceas. Los géneros *Dicroidium-Rhexoxylon* caracterizan a la primera y *Lepidopteris* a la segunda. Las Caytoniales hacen su aparición con el género de hoja *Sagenopteris*. Las Bennettitales también aparecen en el Gondwana con géneros como *Pterophyllum* y *Anomozamites*, mientras que las *Cycadales* están representadas por *Nilssonia*, *Ctenis*, *Pseudoctenis*, *Michelilloa*, etc. Más importantes son asimismo las Ginkgoales, con los géneros *Baiera*, *Sphenobaiera*, *Ginkgoidium*, *Ginkgoites*, etc. Las Coníferas estaban pobremente desarrolladas, siendo las Podozamitáceas las más importantes, junto a ciertos géneros de posibles antecesores de las Podocarpáceas como *Rissikia*, *Nothodacrium*, etc. Interesan asimismo algunos morfogéneros que suelen ser frecuentes en este período, tales como *Yabeiella* y *Linguifolium*.

Durante el Jurásico y el Cretácico Inferior se producen ciertos cambios en los elencos paleoflorísticos; los mismos no afectan mayormente a los grandes grupos y es así que tenemos la representación de numerosos órdenes y familias que aparecieron en el Triásico, pero en proporciones diferentes. En el Jurásico Inferior desaparece el género *Neocalamites*, mientras que *Equisetites* sigue representado hasta fines del Cretácico (y persiste hasta la actulidad como *Equisetum*). Entre los helechos, las Dipteridáceas siguen bien representadas en el Jurásico, pero merman notoriamente en el Cretácico, período que registra aún la presencia de *Hausmannia;* uno de los géneros de esta familia, *Goeppertella*, es característico del Liásico. *Coniopteris* tiene su acmé en el Jurásico Medio y desaparece en el Cretácico. Las Gleicheniáceas, en cambio, comienzan a insinuarse en el Jurásico Medio, se diversifican en el Cretácico Inferior y merman hacia fines de ese Período. Las Osmundáceas siguen bien representadas durante todo el Mesozoico con *Osmundacaulis*, *Cladophlebis*, *Todites*, etc., mermando hacia fines del Cretácico. Las Asterothecáceas ya no aparecen en el Jurásico, mientras que las Marattiáceas están representadas por el género *Marattiopsis* en el Jurásico Inferior y Medio. Poco conocemos de la historia de las Pteridospermas. Las Corystospermáceas y Peltaspermáceas típicas no parecen estar representadas. Algunos géneros como *Pachypteris*

(posiblemente una Corystospermácea) subsiste con pocos representantes hasta el Cretácico Inferior inclusive. También hasta esa época se registran las Caytoniales. En la India, durante el Jurásico Superior a Cretácico Inferior florece el orden de las Pentoxylales, relacionado quizás a las Corystospermáceas del Triásico. Las Cycadales siguen presentes con géneros como *Nilssonia*, *Ctenis*, *Pseudoctenis*, pero son las Bennettitales las que abundan más en sedimentos Jurásicos y Eocretácicos gondwánicos. En el Liásico abundan las especies de *Otozamites*, género que persiste hasta el Cretácico Inferior, junto a otros como *Zamites*, *Ptilophyllum*, *Williamsonia*, etc. Las Ginkgoales están representadas por *Ginkgoites*, *Baiera*, *Allicospermum* etc. Este grupo aún se reconoce en el período Terciario. El grupo quizás más representativo de estos períodos es el de las Coníferas. Si bien en el Liásico, éstas son aún poco frecuentes, en el Jurásico Medio comienzan a predominar con varias familias: Araucariáceas, Podocarpáceas y Cheirolepidiáceas. Las Podocarpáceas tienen un notable desarrollo y siguen predominando aún en el Terciario persistiendo en la actualidad en el sector austral de los que fueron integrantes de Gonwdana: Sudamérica y Australia. Muchos representantes de las Podocarpáceas y de las Araucaciáccas se conocen en base a buenas petrificaciones y compresiones, tanto de partes vegetativas como de estructuras fértiles.

Las Araucariáceas declinan notablemente durante el Terciario y persisten hasta la actualidad, también en áreas exclusivamente australes. Las Cheirolepidiáceas, que fueron cosmopolitas, parecen extinguirse en el Mesozoico, sin pasar al Terciario. Finalmente, las Taxodiáceas están representadas ya en el Cretácico Inferior por el género *Athrotaxis*. Las Cupressáceas se reconocen ya en el Mesozoico pero se hacen más importantes hacia el Terciario.

La época aptiana marca un límite cronológico fundamental en Paleobotánica. En esa época se produce un cambio brusco en las tafofloras. En primer lugar, aparecen las Angiospermas. Es aún poco conocida la historia de este grupo en sus comienzos en el ámbito gondwánico. Pero a fines del Cretácico y a cominezos del Terciario, predominan en el ámbito austral del Gondwana las tafofloras de *Nothofagus*, acompañadas por Podocarpáccas y otras familias de Angiospermas como Myrtáceas, Stereculiáceas, Proteáceas, etc. En segundo lugar, desaparecen o merman grupos que fueron dominantes anteriormente. (Pteridospermas, Bennettitales, Caytoniales). Otros grupos persisten pero en evidente inferioridad numérica, en ciertos casos extremos con una sola especie (Ginkgoales).

Para cerrar el presente capítulo, introducimos una serie de cuadros referidos a la evolución de las tafofloras argentinas, en cuanto a géneros más importantes a través de las distintas épocas, a partir del Período Carbónico, hasta el Cretácico Inferior inclusive. En estos cuadros se han omitido algunos taxones poco caracterizados o dudosos.

GENEROS	PERM.	TRIASIC.	LIASICO	JURAS. MED. SUP.	CRETAC. INF.
Filicopsidas					
Caulopteris					
Asterotheca					
Dizeugotheca					
Osmundacoulis					
Coniopteris					
Eboracia					
Klukia					
Todites					
Ruffordia					
Onychiopsis					
Marattia					
Nathorstia					
Asplenites					
Gleichenites					
Dictyophyllum					
Thaumatopteris					
Clathropteris					
Geoppertella					
Hausmannia					

GENEROS	PERM.	TRIASIC.	LIASICO	JURAS. MED. SUP	CRETAC. INF.
PTERIDOFITAS					
Licopsidas					
Lepidodendron					
Lycopodiopsis					
Lepidophloios					
Sigillaria					
Sfenopsidas					
sphenophyllum					
Calamites					
Annularia					
Neocalamites					
Equisetites					
Phyllotheca					

GENEROS	PERM.	TRIASIC.	LIASICO	JURAS. MED. SUP	CRETAC. INF.
Morfogeneros					
Pecopteris					
Sphenopteris					
Rhacopteris					
Cladophlebis					
Gondwanidium					
Eremopteris					
Barakaria					
Chiropteris					
Yabeiella					
Linguifolium					
Taeniopteris					
Merianopteris					

GENEROS	PERM.	TRIASIC.	LIASICO	JURAS. MED. SUP.	CRETAC. INF.
GIMNOSPERMAS					
Cicadopsidas					
Dicroidium					
Rhexoxylon					
Umkomasia					
Pteruchus					
Lepidopteris					
Antevsia					
Thinnfeldia					
Glossopteris					
Gangamopteris					
Palaeovittaria					
Lanceolatus					
Ottokaria					
Nilssonia					
Pseudoctenis					
Michelilloa					
Ctenis					
Pterophyllum					
Anomozamites					
Otozamites					
Dictyozamites					
Zamites					
Ptilophyllum					
Williamsonia					
Cycadolepis					
Sagenopteris					
Scleropteris					
Pachypteris					
Mesosingeria					
Ticoa					
Almargemia					
Ruflorinia					
Mesodescolea					

GENEROS	PERM.	TRIASIC.	LIASICO	JURAS. MED. SUP.	CRETAC. INF.
Coniferopsidas					
Ginkgoites					
Baiera					
Ginkgoidium					
Sphenobaiera					
Saportaea					
Czekanowskia					
Allicospermum					
Karkenia					
Cordoites					
Cordaicarpus					
Samaropsis					
Eucerospermum					
Dodoxylon					
Araucarioxylon					
Paranocladus					
Cycadocarpidium					
Podozamites					
Araucarites					
Araucaria					
Athrotaxis					
Pararaucaria					
Trisacocladus					
Apterocladus					
Podocarpus					
Elatocladus					
Brachyphyllum					
Pagiophyllum					
Sphenolepidium					
Stachyopitys					
Schizolepidella					
Desmiophyllum					
Tomaxellia					

13684

BIBLIOGRAFIA

Textos y monografias

Andrews, H. N. 1961. *Studies in Paleobotany.* 2ª Ed. J. Wil. and sons. N. York-London.

Arnold, Ch. A. 1947. *An Introduction to Paleobotany.* Ed. Mc. Graw-Hill, N. York. 433 pgs.

Brongniart, A. 1828-1838. *Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les vègétaux renfermés dans les diverses couches du globe.* Vols. I y II.

Darrah, W. C. 1960. *Principles of Paleobotany.* 2ª ed. Ed. Donald Press Co. N. York. 256 pgs.

Delevoryas, T. 1963. *Morphology and Evolution of Fossil Plants.* Ed. Holt, Rinchart y Winston. I-IX ; 1-189.

Emberger, L. 1968. *Les plantes fossiles dans leur rapport avec les végétaux vivants.* Masson Ed. Paris. 2ª Ed. 758 pgs.

Gothan, W. y Weyland, H. 1954. *Lehrbuch der Paläobotanik.* Berlin. 535 pgs.

Harris, T. M. 1931. *The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland part 1 : Cryptogams (Exclusive of Lycopodiales).* — Med. Om. Grœnland. *85 :* 1-102, 18 láms.

— 1932. *The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland, part. 2 : description of seed plant « Incertae sedis » together with a discussion of certain Cycadophyte cuticles.* — Med. Om. Grœnland. *85 :* 1-112, 9 láms.

— 1932. *The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland, part. 3 : Caytoniales and Bennettitales.* — Med. Om. Grœnland. *85 :* 1-133, 19 láms.

— 1935. *The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland, part. 4 : Gingkoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications.* — Med. Om. Grœnland. *112 :* 1-176, 29 láms.

— 1937. *The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. part. 5 : stratigraphic relations of the plant beds.* — Med. Om. Grœnland. *112 :* 1-114. 1 lám. y 5 cuadros.

— 1961. *The Yorkshire Jurassic Flora. I. Thallophyta-Pteridophyta.* — Brit. Mus. Nat. History. London.

— 1964. *The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms.* — Brit. Mus. Nat. Hist. London.

— 1969. *The Yorkshire Jurassic Flora III. Bennettitales.* — Brit. Mus. Nat. Hist. London.

Hirmer, M. 1927. *Handbuch der Palaobotanik.* Ed. R. Oldenbourg, Munich. 708 pgs.

Mägdrefrau, H. 1956. *Paläobiologie der Pflanzen.* 3 ed. G. Fischer, Jena, 443 pgs.

Schimper, W. P. 1869-1874. *Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif.* 3 vols. y Atlas.

Scott, D. H. 1920-1923. *Studies in Fossil Botany.* Vols. I y II. London.

Seward, A. C. 1898-1919. *Fossil Plants.* Vols. I a IV. Ed. Cambridge Univ. Press.

Tajtadzhan, A. L., Vajrameiev, V. A. y Radchenko, G. P. 1963. *Gimnospermas y Angiospermas.* En I. A. Orlov, Fundamentos de Paleontología, vol. XV. Ed. Ac. Cs. URSS. 743 pgs.

— 1963. *Algas, Musgos, Psilofitales, Licopodiales, Articuladas y Helechos.* En I. A. Orlov, Fundamentos de Paleontología, Vol. IV. Ed. Ac. Cs. URSS. 698 pgs.

Walton, J. 1953. *An Introduction to the study of Fossil Plants.* 2ª Ed. Adam y Ch. Black. London. 201 pgs.

Introduccion

Abbot, M. L. 1950. *A Paleobotanical transfer method.* — J. Paleont. *24 :* 619-621.

Archangelsky, S. 1962. *Conceptos y métodos en Paleobotánica.* — Fac. Cs. Nat. y Mus. La Plata, Ser. Técnica y Didáctica Nº 9 : 1-34.

Darrah, W. C. 1952. *The materials and methods of palaeobotany.* Palaeobotanist *1 :* 145-153, 2 láms.

Duparque, A. 1933. *Structure microscopique des charbons houillers du Nord et du Pas-de Calais.* — Mem. Soc. Geol. Nord, *11,* (2 vols.).

Harris, T. M. 1956. *The fossil plant cuticle.* Endeavour *15 :* 210-214.

Huard, J. 1965. *Mise au point d'une méthode permettant l'étude de Feuilles fossiles du Néogéne.* — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 2ª Ser., *37,* Nº 6 : 1052-1057, 1 lám.

Joy, K. W., Willis, A. J. y Lacey, W. S. 1956. *A rapid cellulose peel technique in Palcobotany.* — Ann. Bot. n. s. *20 :* 635-637.

Krishtofovich, A. N. 1945. *Forma de conservación de los restos vegetales y el significado para la resolución del problema sobre génesis del carbón.* Obras escogidas, vol. I, 1959. Inst. Bot. Komarov : 411-425.

Lacey, W. S. 1953. *Methods in Paleobotany.* — North Western Nat. *24 :* 234-249.

Leclercq, S. y Noél, R. 1953. *Plastic — A suitable Embedding substance for Petrographic study of Coal and Fossil plants.* Phytomorphology, nº 3, *3 :* 222-223.

Schopf, J. M. 1956. *A definition of coal.* — Economic Geol. *51 :* 521-527.

— 1966. *Definitions of peat and coal and of Graphite that terminates coal series (Graphocite).* — Jour. Geol. *74 :* 584-592.

Seward, A. C. 1959. *Plant life through the ages.* Ed. Hafner. N. York.

Walton, J. 1923. *On a new method of investigating fossil plant impressions or incrustations.* — Ann. Bot. *37 :* 379-391.

— 1928. *Recent developments in palaebotanical technique.* — C. R. Congr. Carb. Heerlen (1927) : 749-754.

— 1936. *On the Factors which Influence the External form of Fossil Plants : with descriptions of the foliage of some species of the Paleozoic Equisetalean Genus Annularia Sternberg.* — Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. *226 :* 219-237, 2 láms.

— 1951. *Notes on the preparation and permanence of Peel sections.* — C. R. 3 Cong. Strat. et Geol. Carb. Heerlen : 651-653.

Wesley, A. 1954. *A short synopsis of some microscopical methods in Paleobotany.* — Proc. Leeds. Phil. Soc. *6 :* 168-179.

TAJTADZHAN, A. L. 1953. *Phylogenetic Principles of the System of higher plants.* — Bot. Rev. *19 :* 1-45.

WALTON, J. 1925. *Carboniferous Bryophyta. I. Hepaticae.* — Ann. Bot. *39 :* 563-572.

— 1928. *Carboniferous Bryophyta. II. Hepaticae and Musci.* — Ann. Bot. *42 :* 707-716, 1 tab.

ZIMMERMANN, W. 1952. *Main results of the « Telome theory ».* Palaeobotanist *1 :* 456-470.

— 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen.* 2ª ed. G. Fiseher. Stuttgart.

PSILOPHYTALES

DAWSON, J. W. 1859. *On fossil plants from the Devonian rocks of Canada..* — Quart. Jour. Geol. Soc. London, *15.*

HÖEG, O. A. 1967. *Psilophyta.* En Boureau, E., Traité de Paléobotanique vol. II : 191-433. Ed. Masson. Paris

HUEBER, F. M. y BANKS, H. P. 1967. *Psilophyton princeps : the search for organic connection.* Taxon *16 :* 81-85.

KIDSTON, R. y LANG, W. H. 1917-1921. *Old Red Sandstone Plants showing structure from the Rhynie Chert bed, Aberdeenshire. I-IV.* — Trans. Roy. Soc. Edinb. vols. 51 y 52.

LANG, W. H. 1927. *Contributions to the study of the Red Sandstone flora of Scotland. VI. On Zosterophyllum myretonianum Penh.* — Trans. Roy. Soc. Edinb. *55.*

— 1931. *On the spines, sporangia and spores of Psilophyton princeps, Dawson, shown in specimens from Gaspé.* — Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. P. *219 :* 421-442, 2 tab.

LANG, W. H. and COOKSON, I. C. 1935. *On a Flora, including vascular Land Plants, associated with Monograptus, in Rocks of Silurian age from Victoria, Australia.* — Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B, *224 :* 421-449, 4 tabs.

LECLERCQ, S. 1954. *Are the Psilophytales a Starting or a resulting point?.* — Sv. Bot. Tidsk. *48* (2) : 301-315.

LEMOIGNE, Y. 1968. *Observation d'Archégones portés par des axes de type « Rhynia gwynne-vaughanii Kidston et Lang. Existence de gamétophyte vascularisés au Dévonien.* C. R. Ac. Sc. Paris *266 :* 1655-7.

LYON, A. G. 1964. *The probable fertile region of « Asteroxylon mackiei » K. and L.* Nature 203 (4949) : 1082-3.

MENÉNDEZ, C. A. 1967. *Floras Devónicas.* En Guía Paleontológica Argentina, Parte I : Paleozoico, Secc. VII. Publ. CNICT. pgs. 1-30.

MERKER, H. 1958. *Zum fehlenden gliede der Rhynien flora.* — Bot. Not. *111 :* 608-618.

— 1959. *Analyse der Rhynien-Basis und Nachweis des Gametophyten.* Ibid. *112 :* 441-452.

— 1961. *Entwurf zur Lebenskreis-Rekonstruktion der Psilophytales nebst phylogenetischen Ausblick.* Ibid. *114 :* 88-102.

PANT, D. D. 1962. *The Gametophyte of the Psilophytales.* — Proc. Summer School of Bot. Darjeeling : 276-301.

WALTON, J. 1964. *On the morphology of Zosterophyllum and some other early Devonian plants.* Phytomorphology *14 :* 155-160.

TALOFITAS Y TELOMA

COOKSON, I. y CRANWELL, L. M. 1967. *Lower Tertiary microplankton, spores and pollen grains from southernmost Chile.* — Micropaleontology *13 :* nº 2 : 204-216, 3 láms.

DAVEY, R. J., DOWNIE, C., SARJEANT, W. A. S. y WILLIAMS, G. 1966. *Studies on Mesozoic and Cainozoic Dinoflagellate Cysts.* — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol. Suppl. *3 :* 1-248, 26 láms.

EVITT, W. R. 1961. *Observations on the morphology of fossil Dinoflagellates.* Micropal. *7 :* 385-420.

FRENGUELLI, J. 1935. *Cursillo intensivo sobre Diatomeas.* — Bol. Univ. Nac. La Plata nº 6, *18 :* 48-95.

— 1936. *El Banco Verde de Paso Niemann del Río Chico en el Chubut y sus Diatomeas.* — Rev. Mus. La Plata (N. S.) Geol. *1 :* 3-65, 1 lám.

— 1938. *Diatomeas del Querandinense estuariano del Río Matanza en Buenos Aires.* – Rev. Mus. La Plata (N. S.) Paleontología *1 :* 201-314, 1 lám.

— 1938. *« Clathrium reticulare » probable representante fósil de un nuevo tipo de Silicoflagelados.* — Not. Mus. La Plata, *3 :* 131-145.

— 1940. *Consideraciones sobre los Silicoflagelados fósiles.* — Rev. Mus. La Plata (N. S.), *II*, Pal. : 37-112.

— 1945. *Las Diatomeas del Platense.* — Rev. Mus. La Plata (N. S.) Paleontol. *3 :* 77-221, 15 láms.

— 1951. *Análisis microscópico de las muestras de la turbera del río de la Misión, Río Grande, Tierra del Fuego.* — Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A III, nº 26.

— 1953. *Análisis microscópico de una segunda serie de muestras de la turbera del Río de la Misión, Río Grande, Tierra del Fuego, extraidas por el Dr. Vaino Auer.* — Ann. Acad. Sc. Fenn. Ser. A III, Geologica Geographica Nº 34 : 1-52.

FRENGUELLI, J. y CORDINI, R. I. 1937. *La Diatomita de Quilino (Prov. de Córdoba) su contenido y sus posibilidades de explotación.* — Rev. Mus. La Plata (N. S.) Geología *1 :* 67-116.

LUNBLAD, B. 1955. *Contributions to the Geological History of the Hepaticae. II. On a fossil member of the Marchantiineae from the Mesozoic plant-bearing deposits near Lago San Martín, Patagonia (Lower Cretaceous).* — Bot. Not. *108 :* 22-39, 3 láms.

MARTÍNEZ, A. 1968. *Microthyriales (Fungi, Ascomycetes) fósiles del Cretácico Inferior de la provincia de Santa Cruz, Argentina.* — Ameghiniana, *5 :* 257-268 (2 láms.).

MENÉNDEZ, C. A. 1965. *Microplancton fósil de sedimentos terciarios y cretácicos del norte de Tierra del Fuego (Argentina).* — Ameghiniana *4 :* 7-15, 3 láms.

NEUBURG, M. F. 1960. *Musgos frondosos de los depósitos pérmicos de Angárida.* — Trans. Inst. Geol. Acad. Cs. URSS. *19 :* 1-104, 70 láms.

RANTZIEN, H. 1951. *On the Fossil Charophyta of Latin America.* — Svensk Bot. Tidsk. *45 :* 659-677.

SINGER. R. y ARCHANGELSKY, S. 1958. *A petrified Basidiomycete from Patagonia.* — Am. Jour. Bot. *45 :* 191-198.

Lycopsida

Archangelsky, S. 1960. *Lycopsida y Sphenopsida del Paleozoico Superior de Chubut y Santa Cruz, Patagonia.* — Acta Geol. Lilloana *3 :* 21-36, Lám. I-XI.

— 1965. *Notas sobre la Flora Fósil de la zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 7. Dos nuevas especies de megasporas.* — Ameghiniana *4 :* 52-56.

Archangelsky, S. y de la Sota, E. R. 1966. *Estudio anatómico de una nueva Lycopsida del Pérmico de Bolivia.* — Rev. Mus. La Plata n. s. Pal. *5 :* 17-26, 2 láms.

Chaloner, W. G. y Boureau, E. 1967. *Lycophyta.* En Boureau E., Traité de Paleóbotanique, *II.* Ed. Masson, Paris : 435-802.

Eggert, D. A. 1961. *The Ontogeny of Carboniferous Arborescent Lycopsida.* Palaeontographica B *108 :* 43-92, 6 láms.

Frenguelli, J. 1951. *Floras devónicas de la precordillerà de San Juan.* Not. preliminar. Rev. Asoc. Geol. Arg. *6 :* 83-94, Lám. 1.

— 1952. « *Haplostigma furquei* » *n. sp. del Devónico de la Precordillera de San Juan.* Ibid. *7 :* 5-10, 1 lám.

— 1954. *Plantas devónicas de la Quebrada de la Charnela en la procordillera de San Juan.* — Not. Mus. La Plata. *17 :* 359-376, 10 láms.

Jongmans, W. J. 1954. *The Carboniferous Flora of Perú.* — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology *2 :* 191-233, 10 láms.

Kräusel, R. 1961. « *Lycopodiopsis derbyi* » *Renault und einige andere Lycopodiales aus den Gondwana-Schichten.* Palaeontographica B *109 :* 61-92, 10 láms.

Lang, W. H. 1923. *On the apparently Endogenous Insertion of the Roots of Stigmaria.* — Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc. *67*, 2 : 101-106.

Lemoigne, Y. 1966. *Les tissus vasculaires et leur histogénese chez les Lephidophytales arborescents du Paléozoique.* — Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 12, *7 :* 445-474.

Menéndez, C. A. 1965. « *Drepanophycus eximius* » (*Frenguelli*) *nov. comb. del Devónico de la Quebrada de la Chavela, San Juan.* — Ameghiniana *4 :* 139-140.

— 1965. « *Archaeosigillaria conferta* » (*Frenguelli*) *nov. comb. del Devónico de la Quebrada de la Chavela, San Juan.* — Ameghiniana *4 :* 67-69 (1 lám.).

— 1967. (Ver Psilophytales).

Sphenopsida

Archangelsky, S. 1960 (Ver Lycopsida).

Boureau, E. 1964. *Traité de Paléobotanique. III. Sphenophyta Noeggerathiophyta.* Ed. Masson, 544 pgs.

Eggert, D. A. 1962. *The ontogeny of carboniferous arborescent Sphenopsida.* Palaeontographica B *110 :* 99-127, 8 láms.

Frenguelli, J. 1944. *Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina. XXI.* « *Neocalamites ramaccionii* » *n. sp.* — Not. Mus. La Plata *9*, Pal. 70 : 479-484, 3 láms.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina. XXII.* « *Neocalamites ischigualastii* » n. sp. — Not. Mus. La Plata *9*, Pal. 71 : 487-492, 4 láms.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina. XXIII.* « *Phyllotheca australis* » *Bgt.* — Not. Mus. La Plata *9*, Pal. 72 : 493-499, 3 láms.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina. XXIV.* « *Equisetites fertilis* » *n. comb.* — Not. Mus. La Plata *9*. Pal. 73 : 501-508, 6 láms.

— 1949. *Addenda a la flora de Gondwana superior en la Argentina. II.* « *Phyllotheca gracilis* » *n. sp.* — Physis *XX :* 147-149, 3 figs.

— 1949. *Addenda a la flora de Gondwana superior en la Argentina. III.* « *Neocalamites Carrerei* » (*Zeiller*) *Halle.* — Physis *XX :* 150-158, lám. 5, 3 figs.

— 1954. (Ver Lycopsida).

Halle, T. G. 1908. *Zur Kenntnis mesozoischen Equisetales Schwedens.* — K. Sv. Vetensk Akad. Hand. *43* (1) : 1-40, 9 ls.

— 1912. *On the Geological structure and History of the Falkland Island.* — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, XI : 5-117, 4 láms.

— 1913. *The Mesozoic Flora of Graham Land,* en Nordeskjold, O., Wiss. Ergeb. Schwed. Südpalar. Exp. 1901-1903. *3* (14) : 1-123, 9 láms.

Herbst, R. 1965. *La flora de la Formación Roca Blanca, provincia de Santa Cruz, Patagonia. Con Consideraciones geológicas y estratigráficas.* Opera Lilloana *XII :* 7-101, 4 láms.

Kurtz, F. 1894. *Contribuciones a la Paleophytología Argentina. I. Botrychiopsis, un género nuevo de las Cordiopteríideas. II. Sobre la existencia del Gondwana inferior en la República Argentina (Plantas Fósiles del Bajo de Velis, Pcia. San Luis).* — Rev. Mus. La Plata *6 :* 119-139, 5 láms.

Leclercq, S. y Schweitzer, H. J. 1965. *Calamophyton is not a Sphenopsid.* Bull. Ac. roy. Belgique (clase Sci.) Ser. 5, *51 :* 1395-1403, 4 láms.

Menéndez, C. A. 1958. « *Equisetites quindecimdentata* » *sp. nov. del Triásico Superior de Hilario, San Juan.* — Rev. As. Geol. Arg. *13 :* 1-14, 2 tab.

Orlando, H. A. 1946. « *Equisetites Frenguellii* » *n. sp. del Lias de Piedra Pintada, Neuquén..* — Not. Mus. La Plata. *11 :* 269-282, 2 láms.

Filicopsida y Morfogéneros

Archangelsky, S. 1964. *Notas sobre la Flora Fósil de la Zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 5.* « *Sphenopteris* » *cf.* « *goepperti* » *Dunker. 6.* « *Cladophlebis* » *sp.* — Ameghiniana *3 :* 280-284.

— 1967. *Notas sobre la Flora Fósil de la zona de Ticó, Provincia Santa Cruz. 8. Seis especies del género* « *Sphenopteris* ». — Ameghiniana *5 :* 149-157.

Archangelsky, S. y de la Sota, E. R. 1960. *Contribución al conocimiento de las Filices pérmicas de Patagonia extraandina.* — Acta Geol. Lilloana *3 :* 85-126, 7 láms.

— 1962. *Estudio anatómico de un estipite petrificado de* « *Osmundites* », *de edad jurásica, procedente del Gran Bajo de San Julián, Prov. de Santa Cruz.* — Ameghiniana *2 :* 153-167 (4 láms.).

— 1963. « *Osmundites herbstii* », *nueva petrificación Triásica del Tranquilo, Provincia de Santa Cruz.* — Ameghiniana *3 :* 135-140.

ARCHANGELSKY, S. y GAMERRO, J. C. 1966. *Estudio Palinológico de la Formación Baqueró (Cretácico) Provincia de Santa Cruz.* — Ameghiniana *4 :* 363-372.

ARNOLD, C. A. y DAUGHERTY, L. H. 1963. *The fern genus « Acrostichum » in the « Eocene » Clarno Formation of Oregón.* — Contr. Mus. Pal. Univ. Michigan *18 :* 205-227, 6 láms.

—. 1964. *A fossil Dennstaedtioid fern from the « Eocene » Clarno Formation of Oregon.* — Contr. Mus. Pal. Univ. Michigan *19 :* 65-88 (7 láms.).

ARRONDO, O. G. 1967. *« Dizeugotheca branisae » n. sp. Nueva filice esporangiada del Pérmico Inferior, Bolivia.* — Rev. Mus. La Plata n. s· Pal. *V :* 55-61, 1 lám.

BERRY, E. W. 1924. *Mesozoic Gleichenia from Argentina.* — Pan Am. Geol. *41 :* 17-21, 1 lám.

— 1938. *Tertiary Flora from the Rio Pichileufú, Argentina.* — Special Paper Geol. Soc. America n° 12 : 1-140.

BONETTI, M. I. R. 1963. *Flórula Mesojurásica de la zona de Taquetrén (Cañadón del Zaino) Chubut.* — Rev. Mus. Arg. Cs. Ns. « B. Rivadavia » Pal *1* (2) : 23-43, 7 láms.

BONETTI, M. I. R. y HERBST, R. 1964. *Dos especies de « Dictyophyllum » del Triásico de Paso Flores, Provincia de Neuquén, Argentina.* — Ameghiniana *3 :* 273-279, 1 lám.

BRONGNIART, A. 1872- *Notice sur le « Psaronius brasiliensis ».* — Bull. Soc. Bot. France *19 :* 2-10.

DE LA SOTA, E. R. y ARCHANGELSKY, S. 1962. *Dos nuevas especies de « Asterotheca » de la Serie Triásica « El Tranquilo », Prov. de Santa Cruz.* — Ameghiniana *2 :* 113-118, 1 lám.

FRENGUELLI, J. 1941. *Las Camptopterídeas del Lias de Piedra Pintada en el Neuquén (Patagonia).* — Not. Mus. La Plata *6* Pal. 27 : 27-57, 8 láms.

— 1943. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana supevior en la Argentina. XIV. « Asterotheca Truempyi » sp. nov.* — Not. Mus. La Plata *8*, Pal. 60 : 421-430, 4 láms. 1 fig.

— 1947. *El género « Cladophlebis » y sus representantes en la Argentina.* — An. Mus. La Plata n. s. Pal. B. n° 2 : 1-74, 12 láms.

— 1953. *Las Pecopterídeas del Pérmico del Chubut.* — Not. Mus. La Plata *16*, Pal. 99 : 287-296, 6 láms.

HALLE, T. G. 1913. (Ver Sphenopsida).

— 1913. *Some Mesozoic Plant bearing deposit in Patagonia and Tierra del Fuego and their Floras.* — Kungl. Sven. Vetens. Handl. *51* (3) : 1-58, 5 láms.

HARRIS, T. M. 1961. *The Yorkshire Jurassic Flora. I. Tallophyta-Pteridiophyta.* — British. Museum (Nat. Hist.) London.

HERBST, R. 1960. *Descripción de ejemplares fértiles de « Hausmannia » (Protorhipis) papilio » Feruglio, procedentes de los Estratos de Baqueró (Santa Cruz).* — Acta Geol. Lilloana *3 :* 227-232, 3 láms.

— 1962. *« Gleichenites juliensis » n. sp. del Jurásico medio de Santa Cruz, Patagonia.* — Ameghiniana *2*, (10) : 187-191, 1 lám.

— 1962. *Sobre las especies de « Gleichenites » de los sedimentos Baqueroenses de Santa Cruz, Patagonia.* — Ameghiniana *2*, (8) : 141-151, 3 láms.

— 1964. *La flora liasica de la zona del Río Atuel, Mendoza, Argentina.* — Rev. Asoc. Geol. Arg. *19 :* 108-131, 4 láms.

— 1964. *La Flora Liásica de C. Meschio, Provincia de Chubut, Patagonia.* — Ameghiniana *3*, (8) : 227-234, 2 láms.

— 1965. (Ver Sphenopsida).

— 1966. *Nuevos elementos de la flora fósil de la Formación Baqueró, Santa Cruz, Patagonia.* — Acta Geol. Lilloana *VIII :* 75-86, 3 láms.

— 1966. *La Flora Liásica del Grupo Pampa de Agnia, Chubut, Patagonia.* — Ameghiniana *4* (9) : 337-349, figs. tex. 3, láms. I-II.

— 1966. *Nuevos elementos florísticos de la Formación Piedra del Aguila, Neuquén, Argentina.* — Act. Geol. Lilloana *VIII :* 249-254.

MENÉNDEZ, C. A. 1951. *La Flora Mesozóica de la Formación Llantenes (Provincia de Mendoza).* — Rev. Inst. Nac. Inv. Cs. Ns., Botánica *2*, (3) : 145-261, 15 láms.

— 1957. *« Asterotheca hilariensis » sp. nov. del Triásico Superior de Hilario, San Juan.* — Ameghiniana *1 :* 25-30, 2 láms.

— 1961. *Estípite petrificado de una nueva « Cyatheaccae » del Terciario de Neuquén.* — Bol. Soc. Arg. Bot. *9 :* 331-358, 5 láms.

— 1966. *La presencia de « Thyrsopteris » en el Cretácico Superior de Cerro Guido, Chile.* — Ameghiniana *4* (8) : 299-302, fig. tex. 1, lám. I.

MORGAN, J. 1959. *The morphology and anatomy of American species of the genus « Psaronius ».* — Illinois Biol. Monogr. *2 :* 1-108.

OISHI, S. y YAMASITA, K. 1936. *On the Fossil Dipteridaceae.* — Jour. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. Ser. IV, *3* (2) : 135-184.

STIPANICIC, P. N. y MENÉNDEZ, C. A. 1949. *Contribución al conocimiento de la Flora fósil de Barreal (Provincia de San Juan). I. « Dipteridaceae ».* — Bol. Inf. Petroleras n° 291 : 44-73.

PROGYMNOSPERMOPSIDA Y CYCADOPSIDA

ARCHANGELSKY, S. 1957. *Las Glossopterídeas del Bajo de La Leona (Santa Cruz).* — Rev. Asoc. Geol. Arg. *12 :* 135-164, lám. I-XII.

— 1958. *Estudio Geológico y Paleontológico del Bajo de la Leona (Santa Cruz).* — Acta Geol. Lilloana *2 :* 5-133, figs. 1-56, 1 mapa.

— 1963. *A new Mesozoic Flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina.* — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. *8* (2) : 45-92, 12 láms.

— 1963. *Notas sobre la Flora Fósil de la zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 2. Tres nuevas especies de « Mesosingeria ».* — Ameghiniana *3 :* 113-122, 2 lams.

— 1966. *New Gymnosperms from the Ticó Flora, Santa Cruz Province, Argentina.* — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology 13 : 259-295, 8 láms.

ARCHANGELSKY, S. y ARRONDO, O. G. 1965. *Elementos florísticos del Pérmico Argentino. I. Las Glossopterideas de la « Serie Nueva Lubecka », Pcia. Chubut.* — Rev. Mus. La Plata Paleont. *4* (n. s.) : 259-264, Láms. I, II.

ARCHANGELSKY, S. y BONETTI, M. 1963. *Fructificaciones de Glossopterideas del Pérmico del Bajo de la Leona, provincia Santa Cruz.* — Rev. Asoc. Paleont. Arg. (Ameghiniana). *3 :* n° 1 : 29-33, lám. I, figs. 1-8.

ARCHANGELSKY, S. y BRETT, D. W. 1961. *Studies on Triassic fossil plants from Argentina. I. « Rhexoxylon » from the Ischigualasto Formation.* — Phil. Trans. Roy. Soc. London B *244 :* 1-19, 2 láms.

— 1963. *Studies on Triassic Fossil Plants from Argentina. II. « Michelilloa waltonii » nov. gen. et. sp. from the Ischigualasto Formation.* — Ann. Bot. (N. S.) *27 :* 147-154, 2 láms.

Bancroft, N. 1913. *« Rhexoxylon africanum », a new « Medulloscan » stem.* — Trans. Linn. Soc. London (Ser. 2, Bot.) *8 :* 87-103, 2 láms.

Beck, C. B. 1960. *The identity of « Archaeopteris » and « Callixylon ».* Brittonia *12 :* 351-268.

Delevoryas, T. 1968. *Investigations of North American Cycadeoids : Structure, ontogeny and phylogenetic considerations of « Cones » of « Cycadedoidea ».* — Palaeontographica *121* B. : 122-133, 5 láms.

Feruglio, E. 1951. *Su alcune piante del Gondwana inferiore della Patagonia.* — Publ. Ist. Geol. Univ. Torino *1 :* 1-34, 4 láms.

Florin, R. 1933. *Studien über die Cycadales des Mesozoikums.* — Kung. Sv. Vet. Hand. 3 ser. *12*, 5 : 1-134, 16 tab.

Frenguelli, J. 1941. *« Sagenopteris » y « Linguifolium » del Lias de Piedra Pintada en el Neuquén (Patagonia).* — Not. Mus. La Plata Pal. *6 :* 405-433, 4 láms.

— 1941. *« Dicroidium stelznerianum » (Gein.) n. comb.* — Not. Mus. La Plata *6*. Pal. 33 : 393-402, 1 lám.

— 1942. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. VI. « Pterorrachis » n. gen.* — Not. Mus. La Plata *7*. Pal. 47 : 303-312, 2 láms.

— 1943. *Reseña crítica de los géneros atribuidos a la « Serie de Thinnfeldia ».* — Rev. Mus. La Plata *11*. Pal. 12 : 225-342.

— 1943. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana superior en la Argentina. XII. « Diplasiophyllum acutum » Walkom sp.* — Not. Mus. La Plata *8*. Pal. 58 : 413-416, 1 lám.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana superior en la Argentina. XVI. « Callipteridium argentinum » n. sp.* — Not. Mus. La Plata *9*. Pal. 64 : 377-382, 1 lám.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana superior en la Argentina. XVII. « Stachyopitys anthoides » n. sp.* — Not. Mus. La Plata *9*. Pal. 65 : 385-391, 2 láms., 1 fig.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana superior en la Argentina. XX. « Dicroidiopsis acuta » (Du Toit) Freng.* — Not. Mus. La Plata. *9*. Pal. 68 : 413-419, 3 láms. 1 fig.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana superior en la Argentina. XXVI. « Dicroidiopsis dubia » Feistm.* — Not. Mus. La Plata *9*. Pal. 75 : 521-528, 2 láms.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana superior en la Argentina. XXX. « Dicroidium remotum » Szajn. sp.* — Not. Mus. La Plata *9* Pal. 79 : 549-554. 3 láms.

— 1944. *Las especies del género « Zuberia » en la Argentina.* — An. Mus. La Plata (n. s.) Pal. B nº 1 : 1-30, 13 láms.

Gothan, W. 1912. *Uber die Gattung Thinnfeldia Ettinghausen.* — Abh. Nat. Ges. Nürenberg *19 :* 67-80, 4 láms.

Halle, T. G. 1912. (Ver Sphenopsida).

Harrington, R. 1934. *Sobre la presencia de restos de la Flora de « Glossopteris » en las Sierras Australes de Buenos Aires.* — Rev. Mus. La Plata *34 :* 303-338, 4 láms.

Harris, T. M. 1958. *The seed of Caytonia.* — The Palaeob. *7 :* 93-106, 2 láms.

— 1961. *The Fossil Cycads.* — Palaeontology *4 :* 313-323.

Herbst, R. 1964. (Ver Filicopsida).

— 1966. *Revisión de la flora liásica de Piedra Pintada Pcia. de Neuquén, Argentina.* — Rev. Mus. La Plata Pal. (n. s.) *V :* 27-53, 5 láms.

Kurtz, F. 1894. (Ver Sphenopsida).

Menéndez, C. A. 1951. (Ver Filicopsida).

— 1956. *Flórula Jurásica del Bajo de los Baguales en Plaza Huincul, Neuquén.* — Acta Geol. Lill. *1 :* 315-338, 5 láms.

— 1962. *Hallazgo de una fructificación en la flora de « Glossopteris » de la Provincia de Buenos Aires (« Lanceolatus bonariensis » sp. nov.) con consideraciones sobre la nomenclatura de fructificaciones de « Glossopteris ».* — Ameghiniana *2 :* 175-182, lám. I.

— 1962. *Presencia de « Ottokaria » en la Flora de « Glossopteris » de la Pcia. de Buenos Aires.* — Rev. Asoc. Geol, Arg. *17 :* 5-9, lám. I.

— 1965. *« Sueria rectinervis » n. gen. et sp. de la Flora Fósil de Ticó, Provincia de Santa Cruz.* — Ameghiniana *4 :* 75-83 (4 láms.).

— 1966. *Fossil Bennettitales from the Ticó Flora, Santa Cruz Province, Argentina.* — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geology *12 :* 1-42, 19 láms.

— 1966. *Plantas Fósiles. En Paleontografía Bonaerense,* ed. A. Borrello, fasc. II : 1-35, 9 láms.

Plumstead, E. P. 1952. *Descriptions of two new genera and six new species of fructifications borne on « Glossopteris leaves ».* — Trans. Geol. Soc. S. Africa *55 :* 281-328, 10 láms.

— 1956. *On Ottokaria, the fructification of Gangamopteris.* — Trans. Géol. Soc. S. Africa *59 :* 211-236, 7 láms.

— 1958. *Further Fructifications of the Glossopteridae and a Provisional classification based on them.* — Trans. Geol. Soc. S. Africa *61 :* 51-76.

Rao, A. R. y Lele, K. M. 1962. *On the cuticle of « Dicroidium (Thinnfildia) sahni » (Seward) with some observations on the genera Thinnfildia and « Dicroidium ».* — The Palaeobot. *11 :* 712, 1 lám.

Sahni, B. 1948. *The Pentoxyleae : a new group of Jurassic gymnosperms from the Rajmahal Hills of India.* — Bot. Gaz. *110 :* 47-80.

Schopf, J. M. 1965. *Anatomy of the Axis in Vertebraria,* en « Geology and Paleontology of the Antarctic », por J. B. Hadley. — Antarctic Res. *6 :* 217-228.

Smith, D. L. 1959. *« Geminitheca scotica » gen. et sp. nov. a Pteridosperm from the Lower Carboniferous of Dumbartonshire.* — Ann. Bot. (n. s.) *23 :* 477-491, 2 láms.

— 1964. *The evolution of the ovule.* — Biol. Rev. *39 :* 137-159.

Thomas, H. H. 1925. *The Caytoniales, a new group of Angiospermous Plants from the Jurassic Rocks of Yorkshire.* — Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B. *213 :* 299-363, 5 láms.

— 1933. *On some Pteridospermous plants from the Mesozoic Rocks of South Africa.* — Phil. Trans. Roy. Soc. London B *222 :* 193-265, 2 láms.

Townrow, J. A. 1956. *The genus « Lepidopteris » and its Southern Hemisphere*

species. — Abhand. ut ar. d. Norska Vid. Ak. Oslo I. Mat. Natur. Kl. n° 2 : 3-28.

— 1957. *On « Dicroidium », probably a Pteridospermous leaf and other leaves now removed from this genus*. — Trans. Geol. Soc. S. Africa *60 :* 21-56, 2 láms.

— 1960. *The Peltaspermaceae, a Pteridosperm Family of Permian and Triassic age*. — Palaeontology *3 :* 333-361, 1 lám.

— 1962. *On the nomenclature of « Pteruchus Jahnstonii » (Feistmantel) com. nov.* — Pap. and Proc. Roy. Soc. Tasm. *96 :* 91-93.

— 1962. *Note on the Type material of « Xylopteris elongata » (Carruthers) Frenguelli*. — Proc. Roy. Soc. Q'land *72 :* 123-127.

WALTON, J. 1953. *The evolution of the ovule in the Pteridosperms*. The Advance of Science n° 38 : 1-8.

— 1957. *On Protopitys (Göppert) : with a description of a Fertile specimen « Protopitys scotica » sp. nov. from the Calciferous Sandstone series of Dunbartonshire*. — Trans. Roy. Soc. Edinb. *63* (2) : 333-340, 3 láms.

CONIFEROPSIDA

ARGHANGELSKY, S. 1958. (Ver Progymnospermopsida y Cycadopsida).

— 1963. (Ver ibidem).

— 1965. *Fossil Ginkgoales from the Ticó Flora, Santa Cruz, Argentina*. — Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Geol. *10 :* 121-137, 5 láms.

— 1966. (Ver Progymnospermopsida y Cycadopsida).

BONETTI, M. I. R. 1966. *« Protojuniperoxylon ischigualastensis » sp. nov. del Triásico de Ischigualasto (San Juan)*. — Ameghiniana *4 :* 212-218 (2 láms.).

CALDER, M. G. 1953. *A coniferous Petrified forest in Patagonia*. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. *2* : 97-138, 7 láms.

FERUGLIO, E. 1942. *La flora liásica del valle del Rio Genoa (Patagonia). Ginkgoales et « Gymnospermae » incertae sedis*. — Not. Mus. La Plata *7*. Pal. 40 : 93-109, 6 láms.

— 1946. *La flora liásica del valle del Rio Genoa (Patagonia). « Semina incertae Sedis »*. — Rev. Asoc. Geol. Arg. *1 :* 209-213, 3 láms.

— 1951. *Piante del Mesozoico della Patagonia*. — Publ. Ist. Geol. Univ. Torino fasc. 1 : 35-80, 3 láms.

FLORIN, R. 1940. *The Tertiary Fossil Conifers of South Chile and Their Phyto-Geographical Significance*. — K. Sv. Vet. Handl., Tredje Serien. Band. *19*, n° 2.

— 1949. *The morphology of « Trichopitys heteromorpha » Saporta, a seed-Plant of Palaeozoic age and the evolution of the Female Flowers in the Ginkgoinae*. — Acta Horti. Berg. *15 :* 79-109, 4 láms.

— 1951. *Evolution in Cordaitales and Conifers*. — Acta Horti. Berg. *15 :* 285-388, 1 lám.

— 1953. *On the Morphology and Taxonomic Position of the genus « Cycadocarpidium » Nathorst (Coniferae)*. — Act. Horti. Berg. *16 :* 257-275.

— 1963. *The distribution of Conifer and Taxad Genera in Time and Space*. — Acta Horti. Berg. *20* (4) : 121-312.

FRENGUELLI, J. 1937. *La flórula Jurásica de Paso Flores en el Neuquén con referencia*

a la de Piedra Pintada y otras floras jurásicas argentinas. — Rev. Mus. La Plata (n. s.) *1*, Pal. 3 : 67-108, lám. 8.

— 1941. *Algo más sobre « Cycadocardium » del Rético de Mendoza*. — Not. Mus. La Plata *6*. Pal. 39 : 537-544. 1, 2, 5 fig.

— 1941. *Sobre « Cydocarpidium Andium » n. sp. del Rético de Cacheuta, Mendoza*. — Not. Mus. La Plata *6*. Pal. 37 : 485-498, 3 láms.

— 1942. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. II. « Barrealid » n. gen.* — Not. Mus. La Plata *7*. Pal. 43 : 275-286, 3 láms.

— 1942. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. III. « Czekanowskia rigali » n. sp.* — Not. Mus. La Plata *7*. Pal. 44 : 287-291, 1 lám.

— 1942. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. V. « Baiera cuyana » n. sp.* — Not. Mus. La Plata *7*. Pal. 46 : 297-301, 1 lám.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. XXIX. « Elatocladus australis » n. sp.* — Not. Mus. La Plata *9*. Pal. 78 : 543-547, 1 lám.

— 1944. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. XXXI. « Cycadocarpidium majus » y « C. minus » (Wiel.)*. — Not. Mus. La Plata. *9*. Pal. 80 : 557-566, lám. 1-5, 1 fig.

— 1946. *Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. XXXIII. Ginkgoales de los Estratos de Potrerillos en la Precordillera de Mendoza*. — Not. Mus. La Plata *11*. Pal. 87 : 101-124, 7 láms.

— 1949. *Addenda a la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. I. « Palissya conferta » Feitsm. y « Palissya jabalpurensis » Feistm. en el Jurásico Superior del Chubut, Patagonia*. — Physis *XX :* 139-146, lám. 5, 3 figs.

GAMERRO, J. C. 1965. *Morfología del polen de « Apterocladus lanceolatus » Arch. (Coniferae) de la Formación Baqueró, Provincia de Santa Cruz*. — Ameghiniana *4 :* 133-138, 2 láms.

— 1965. *Morfología del polen de la conífera « Trisacocladus tigrensis » Arch. de la Formación Baqueró, Provincia de Santa Cruz*. — Ameghiniana 4 : 31-38, 2 láms.

GOTHAN, W. 1908. *Die Fossilen Hölzer von der Seymour und Snow Hill Insel*. — Wiss. Erg Schwedischen Südpol. Exp. 1901-1903, *3* (8) : 1-32, 2 láms.

HALLE, T. G. 1912. (Ver Sphenopsida).

— 1913. (Ver ibidem).

— 1913. (Ver Filicopsida y Morfogéneros).

HARRIS, T. M. 1951. *The Fructification of Czekanowskia and its allies*. — Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B *235 :* 483-508, 2 láms.

KURTZ, F. 1894. (Ver Sphenopsida).

MENÉNDEZ, C. A. 1956. *« Protophyllocladoxylon cortaderitaensis » sp. nov., tronco fósil del Triásico de Barreal (Provincia de San Juan)*. — Rev. Asoc. Geol. Arg. *11 :* 273-280 2 láms.

— 1960. *Cono masculino de una Conífera fósil del Bosque Petrificado de Santa Cruz*. — Ameghiniana *2 :* 11-20, (3 láms.).

MENÉNDEZ, C. A. y CACCAVARI, P. 1966. *Estructura epidérmica de « Araucaria*

nathorsti» Dus. del Terciario de Pico Quemado, Río Negro. — Ameghiniana *4 :* 195-199 (2 láms.).

SPEGAZZINI, C. 1924. *Coniferales fósiles patagónicas.* — An. Soc. Cient. Arg. *98 :* 125-139, 6 figs.

STIPANICIC, P. N. y BONETTI, M. I. R. 1965. *Las especies del género « Saportaea » del Triásico de Barreal (San Juan).* — Rev. Mus. Arg. Cs. Ns. « Bernardino Rivadavia », Paleont. *1* (4) : 81-114, láms. I-IV.

TRAVERSO, N. E. 1964. *La epidermis de « Ginkgo patagonica » Berry, del Terciario de El Mirador, Provincia de Chubut.* — Ameghiniana *3 :* 163-168 (2 láms.).

— 1966. *« Brachyphyllum tigrense », nueva conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz.* — Ameghiniana *4 :* 189-194, (2 láms.).

WIELAND, G. R. 1935. *The Cerro Cuadrado petrified forest.* — Carnegie. Inst. Wash. Publ. *449 :* 1-180, 33 láms.

ANGIOSPERMAE

ASAMA, K. 1962. *Evolution of Shansi flora and Origin of Simple Leaf.* — Sci. Rep. Tohoku Univ. II Ser. Geology Sp. vol. Nº 5 : 247-273, 2 láms.

BERRY, E. W. 1928. *Tertiary fossil plants from the Argentine Republic.* — Proc. U. S. Nat. Mus. *73 :* 1-27, 5 láms.

— 1932. *Fossil plants from Chubut Territory collected by the Scarrit Patagonian Expedition.* — Am. Mus. Nov. Nº 536 : 1-10.

— 1937. *Contributions to Paleobotany of South America. A Paleocene Flora from Patagonia.* — Johns Hopkins Univ. Studies Geol. *12 :* 33-50, 5 láms.

— 1937. *Eogene plants from Río Turbio in the Territory of Santa Cruz, Patagonia.* — Johns Hopkins Univ. Studies in Geology *12 :* 91-97, 1 lám.

— 1938. *Tertiary Flora from the Río Pichileufú, Argentina.* — Special Paper Geol. Soc. America nº 12 : 1-140.

BOUREAU, E. y SALARD, M. 1960. *Contribution à l'étude paleoxylologique de la Patagonie (I).* — Senckenb. Lethaea *41 :* 297-315, 6 láms.

COZZO, D. 1950. *Estudio del leño fósil de una Dicotiledónea de la Argentina « Nothofagoxylon neuquencense ».* — Com. Inst. Nac. Inv. Cs. Ns. (Mus. Arg. Cs. Ns. B. Rivadavia) Cs. Bot. *1* 8 : 3-11, 1 lám.

DUSÉN, P. 1899. *Uber die tertiäre Flora der Magellansländer 1.*, en Nordenskjöld, O., Wiss. Ergebn. Schwed. Exp. Magellansländen 1895-97. *1 :* 87-108, 5 láms.

FRENGUELLI, J. 1941. *Nuevos elementos florísticos del Magellaniano de Patagonia Austral.* — Not. Mus. La Plata, *6*, Pal. 30 : 173-201, 8 láms.

— 1941. *Una Chusquea fósil de El Mirador (Chubut).* — Not. Mus. La Plata *6*. Pal. 32 : 235-238, lám. 1.

— 1943. *Proteáceas del Cenozoico de Patagonia.* — Not. Mus. La Plata *8* Pal. 52 : 201-213, 4 láms. 2 figs.

— 1943. *Restos de « Casuarina » en el Mioceno de El Mirador, Patagonia central.* — Not. Mus. La Plata *8*, Pal. 56 : 349-354, 1 lám.

— 1953. *La Flora fósil de la región del Alto Río Chalia en Santa Cruz (Patagonia).* — Not. Mus. La Plata *16*. Pal. 98 : 239-256, 1 lam., 3 figs.

— 1953. *Restos del género « Eucalyptus » en el Mioceno del Neuquén.* — Not. Mus. La Plata *16*, Pal. 97 : 209-213, 2 figs.

HUNICKEN, M. 1966. *Flora Terciaria de los Estratos del Río Turbio, Santa Cruz (Niveles plantíferos del arroyo Santa Flavia).* — Ser. Cienc. Nat. Rev. F. C. E. F. y N. *XXVII*, Nºs. 3-4 : 139-260, 15 láms.

KURTZ, F. 1899. *Contribuciones a la palaephytologia Argentina. III. Sobre la existencia de una Dakota Flora en la Patagonia austrooccidental (Cerro Guido, Gobernación de Santa Cruz).* — Rev. Mus. La Plata *10 :* 43-60.

MELVILLE, R. 1962. *A new theory of the Angiosperm Flower.* — Kew Bull. *16* Nº 1 (1962) y *17*, Nº 1 (1963) : 1-50 y 1-63.

MENÉNDEZ, C. A. 1960. *Elementos floristicos del Terciario de Argentina. I. « Ruprechtia latipedunculata » n. sp. del Arroyo Chenqueniyen, Río Negro.* — Acta Geol. Lilloana *3 :* 15-19, 2 láms.

— 1961. *Flora Cretácica de la Serie del Castillo al S.ª del Cerro Cachetaman, Chubut.* — Rev. A. G. A. *14 :* 219-238, 2 tab.

— 1962. *Leño petrificado de una Leguminosa del Terciario de Tiopunco, Provincia de Tucumán.* — Ameghiniana *2 :* 121-129, 3 láms.

— 1964. *Palcobotanical evidences in regard to the origin of the Flora of Argentina.* — Interim Res. Rep. nº 5, Geochron. Lab. Univ. Arizona : 1-23.

ORLANDO, H. A. 1963. *The fossil flora of the surroundings of « Ardley peninsula » (Ardley Island), 25 de Mayo Island (King George Island), South Shetlands Island.* — Antartic Geol. Scar Proc. Pal. *XI :* 629-636.

ROMERO, E. 1968. *« Palmoxylon patagonicum » n. sp. del Terciario Inferior de Chubut.* — Ameghiniana 5.

SPEGAZZINI, C. 1924. *Sobre algunas impresiones vegetales eocénicas de Patagonia.* — Com. Mus. Hist. Nat. Bs. As. *2 :* 95-107.

TORTORELLI, L. 1941. *Paleomicroxilografía de una especie patagónica.* — An. Soc. Cient. Arg. *131 :* 111-122.

TAFOFLORAS

ARCHANGELSKY, S. 1965. *Tafofloras paleozoicas y Eomesozoicas de Argentina.* — Bol. Soc. Arg. Bot. *10 :* 247-291.

ARCHANGELSKY, S. y ARRONDO, O. 1968. *The Permian Taphofloras of Argentina. With some considerations about the presence of Northern elements and Their possible significance.* — I. Simp. Int. Est. y Pal. Gondwana. As. Geol. Arg.

ASAMA, K. 1959. *Systematic study of so-called Gigantopteris.* — Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2 (Geology) *31* (1) : 1-72, 20 láms.

— 1966. *Permian Plants from Phetchabun, Thailand and Problems of Floral Migration from Gondwanaland.* — Bull. Nat. Sci. Museum, *9 :* 171-211, 6 láms.

CUERDA, A., WAGNER, R. y ARRONDO, O. G. 1968. *Observaciones sobre algunas Floras del Carbonífero argentino.* — Ameghiniana, *V*, Nº 7 : 265-269.

NEUBURG, M. F. 1954. *Ensayo de correlación fitoestratigráfica de los sedimentos del Paleozoico superior de Angara y Gondwana (India).* Problemas Geol. Asia : 765-797, 4 láms.

— 1961. *Present State of the question on the origin, stratigraphic significance and*

age of Paleozoic Floras of Angaraland. — Com. Rend. 4 Congrs. Strat. Geol. Carb. Heerlen 1958 II : 443-52.

PLUMSTEAD, E. P. 1963. *Palaeobotany of Antarctica.* — Antarc. Geol. SCAR Procee. 11 : 637-654.

— 1963. *Recent palaeobotanical advances and problems in Africa.* — Symp. Florist. Strat. Gondwanaland : 1-12.

READ, CH. y MAMAY, S. H. 1964. *Upper Paleozoic Floral Zones and Floral Provinces of the United States. With a Glossary of stratigraphic Terms.* — U. S. Geol. Surv. Profe. Paper *454 :* 1-35, 19 láms.

VAJRAMEIEV, V. A. 1964. *Jurassic and Early Cretaceous Floras of Eurasia and Paleofloristic Provinces in this period.* — Trans. Geol. Inst. Ac. Cs. URSS *102 :* 1-263.

ZIMINA, V. G. 1967. *Sobre « Glossopteris » y « Gangamopteris » del Pérmico del sur de Primorie.* — Pal. Zhur : 113-121.

INDICE DE LOS NOMBRES GENERICOS Y ESPECIFICOS [1]

A

Abietites 308
Acitheca *119*
Acmopyle 274, 281
  antarctica 274
  engelhardtii 274
Acrodiclidium 295, 296
Acrostichum 134
Achlamidocarpon 80
Adiantites 134, *161*, 163, 180, 301, 310
  ? devonica 163
  peruvianus 163
  ? robustus *163*
Adiantopteris 134, 163
Adiantum 134, 163
  patagonicum 134
Agathis 258, 268
Aldania 308
Alethopteris *161*, 164, 165, 180, 182, 301, 302, 311
Alisporites grandis
Allamanda 296
Allicospermum 249, 315
  patagonicum *247*, 249
Alloiopteris 301
Allophylus 295, 296
Almargemia 224
  incrassata 225, *227*
Alsophila antarctica 135
Alsophilocaulis 135
  calveloi *135*
Alsophyllites 135
Ampelodaphne 296
Amuriella 308
Anacardites 295, 296
Anachoropteris *109*, 111
  clavata *109*
  pulchra *109*
Androstrobus 217, 218
  wonnacotti *219*
Aneimites 165, 301, 306, 311
Anemia 125
Aneurophyton 106, 174
Angaridium 306, 307
Angarodendron 306
Angaropteridium 306, 307, 311
Angiopteris 113, *119*
Ankyropteris 107, 110
  cf. *corrugata*
Annularia 93, 96, 302, 305, 306, 307, 312
  kurtzii *95*, 96
  stellata
Annulina 307
Anomozamites 228, 232, 303, 305, 308, 314
Antevsia 194, 196, 206
  extans 196
  zeilleri *195*
Apterocladus 274
  lanceolatus 273, 274
Araliaephyllum 294
Araucaria 268
  araucana 268
  grandifolia 269
  mirabilis 269
  nathorstii 269
  pichileufuensis 269

[1] Los números en redonda, indican la página donde se efectúa una cita; los números en negrita, indican la página donde hay una descripción (corresponden a géneros) ; los números en bastardilla indican la página donde hay una ilustración (figura de texto) ; los nombres genéricos y específicos en bastardilla significan que hay una ilustración en las láminas de fotografías al final del texto.

Araucarites 269, 303, 305
baqueroensis 269
cutchensis 269
minimus 269, *273*
patagonica 269
sanctaecrucis 269
Araucarioxylon 258, **269**
doeringii 270
Arctobaiera 308
Arctopteris 308
Archaeocalamites **92**, 93, 301, 306
radiatus *95*
Archaeopitys 174
Archaeopteris 163, 173, 174, 258, 300, 306
fissilis *175*
obtusa *175*
Archaeosigillaria 61, 309
conferta *62*
Archangelskya 162
Artisia 252
Aspidiaria 69
Aspidistes 136
Asplenites lanceolatus 137
Asplenium 136, 308
dicksonianum 137
insertum 137
Asterochlaena 110, 154
Asterophyllites 93, 310
Asterotheca **116**, *119*, 301, 302, 305, 311, 313
andersonii 116
falcata 116
feruglioi 117
hilariensis 117
menendezii 117, *119*
piatnitzkyi 117
singeri 117
truempyi 117
Asteroxylon 52, **56**, 57, 106, 146, 154, 300
mackiei *59*
Astronium 296
Athrotaxis 276, 281, 315
ungeri 276, *279*
Aulacotheca 240
Austrocedrus 277
Azara 296
Azolla 144

B

Bacterium calcium 13
Baiera **243**, 303, 305, 308, 313, 314, 315
cf. australis 245
bidens 245
cuyana 245
rollerii 245, *251*
Banara 296
Banisteria 296
Baragwanathia **60**, 151, 309
longifolia
Barakaria *166*, **167**, 307, 313
dichotoma 167
Barrealia 249
Beania **217**
gracilis *223*
mamayi *219*
Bennetticarpus 238, *239*
Bennettites 228
(Cycadeoidea) saxbyanus *231*
Bergeria 69
Bignonites 294
Bjuvia simplex 217, *219*
Blechnum 136
turbioense 136
Bothrodendron 74, *75*, **77**
Bothrostrobus **77**
Botrychium 112, 145
Botryopteris 109, 110, 111
globosa *109*
Bowenia 216
Boweria 152
Bowmanites 90
Brachyphyllum **277**, 303, 306, 308
baqueroense
brettii 278, *279*
irregulare 278
mirandai 278
mucronatum 278
tigrense 278
Brefeldiellites argentina 38
Bucheria 56
Buettneria 295, 296
Bureja 308
Buriadia 313

C

Caenoxylon 258
Calamites 92, **94**, *95*, 96, 301, 302, 305, 310, 312
huerfanoensis *95*
peruvianus 96
Calamophyton 85
Calamostachys **94**
binneyana *95*
casheana 94
Calathospermum 184, 204
scoticum 202
Callialasporites *274*
Callipteridium 305
argentinum 194
Callipteris 182, 302, 307
Callixylon 173, 258, 300
Camptopteris **142**
Cardiocarpon 256
Cardiocarpus 256
Cardiopteridium 310
Cardiopteris 301, 306, 310
Casearia 296
Cassia 295
Casuarina 287
Caulopteris 116
Caytonanthus **207**, 291
arberi *209*
Caytonia **207**, 290
nathorstii *209*
sewardii *209*
Caytonipollenites 207
Cedrela 296
Celastrophyllum 296
Cephalanthus 296
Cephalotaxopsis 308
Cicatricosisporites 127
annulatus 127
australiensis 127
baqueroensis 127
cf. ethmos 127
giganteus 127
hughesii 127
ticoensis 127
Cissites 294
Cissus 295
Cistella 213
Cladophlebis **159**, 160, *161*, 302, 305, 307, 308, 314
antarctica 160
(Coniopteris?) arguta 132
australis 160
browniana 160
copiosa 160
denticulata 160
(Klukia?) exilis 126
indica 160
integra 160
kurtzii 160
(Eboracia?) lobifolia 132
mendozaensis 160
mesozoica 160
oblonga 160
patagonica 160
pintadensis 160
tripinnata *160*
(Todites?) ugartei 122
Cladoxylon **106**, 154
scoparium *105*
taeniatum *105*
Classopollis 266, 267
Clathrium 32
Clathropteris **139**, 303, 307, 308, 314
cf. kurtzii 139
obovata 139
Clepsidropsis 110
Codium 30
Colpodexylon 61
Collenia 30
Comia 307
Compsopteris 307
Coniopteris **129**, 303, 305, 308, 314
harringtonii 130
hymenophylloides 130
leucopetraea 130, *131*
? lobata 130
meschiana 130
cf. nephrocarpa 130
walkomii 130
Contignisporites 127
cooksonii 127
Cooksonia 56
Coprosoma 296
Cordaianthus **254**, 256
penjonii *255*

pseudofluitans *255*
Cordaicarpon **256**
Cordaicarpus 256
gutbieri *255*
patagonicus 256
Cordaites **253**, 254, 257, 301, 306, 312
cf. borassifolius 254
brandlingii *255*
hislopi 254, *255*
Cordosphaeridium 31
Cornoconites *215*, 240
Corynepteris **110**
Coscinodiscus
Coussarea 296
Crossotheca **179**, *181*, 182, 206
Cryptomeria 280, 281
Cryptozoon 30
Ctenis **220**, 305, 306, 314, 315
kaneharai *223*
patagonica 221
takamiana 221
Cunninghamia 281
Cupania 295, 296
Cupressinoxylon **277**
antarcticum 277
patagonicum 277
Cyatheacidites tectifera
Cyathotrachus *119*
Cycadeoidea **228**, *239*
Cycadocarpidium **263**, 264
andium 264, *265*
majus 264
minus 264
Cycadolepis **236**
coriacea 236
involuta 236
cf. jenckensiana 236
lanceolata *231*, 236
oblonga 236
Cycas 214, 216, 217
Cyclodendron 72
Cyclopteris 164
Cyclostigma 306, 310
Cyparissidium 306, 308
Czekanowskia **250**, 252, 303, 305, 308
murrayana 250
rigalii 250

CH

Chara 84
Cheirolepidium **266**, 303
Cheirolepis 266
Cheirostrobus **91**
Chiropteris 112, *166*, **167**
barrealensis 167
copiapensis 167
harrisii 167
Chlamydomonas 44, 46
Chorionopteris *119*
Christensenia 113, *119*
Chusquea oxyphylla

D

Dacrydium 270, 281
Dacrycarpus 271
Dactylotheca **125**, 126
Dadoxylon **257**, 258, 300
cf. angustum 257
bakeri 257
lafoniense 258
(Araucarioxylon) pseudoparenchymatosum 258
Danaea 113, *119*
Danaeites 302
Danaeopsis **114**
maranthacea *109*
Dawsonites 57
Deflandrea 31
asymmetrica
Degeneria 289
Dennstaedtiopsis 134
Diatenopteryx 296
Dicksonia **132**
mariopteris *131*
patagonica 132
Dicroidiopsis 190
Dicroidium 186, **190**, 191, 198, 314
(Dicroidiopsis) acutum 190
(Xylopteris) argentinum 191
(Johnstonia) coriaceum 191
crassum 190
(Dicroidiopsis) dubium 190
(Xylopteris) *elongatum 189*, 191
(Zuberia) *feistmanteli*

intermedium 190
lancifolium 190
odontopteroides 189, 190
pinnis-distantibus 190
remotum 190
(Johnstonia) stelznerianum *139*, 190
(Zuberia) *zuberi 189*, 191
Dictyocha 32
fibula *37*
Dictyophyllum **139**, 140, 303, 308, 314
apertum 140
atuelense 140
castellanosii 140, *141*
rothi 140
spectabile 140
tenuifolium 140
Dictyozamites **232**
crassinervis 232
falcata 232
hallei 232
latifolius 232
minusculus *231*, 232
Dioon 214, 216
Diploneis cf. *interrupta*
Diplopora 33
Diplothmema 180
Dipteris 139
Disorus 308
Dizeugotheca **117**, 313
branisae 118
furcata 118
neuburgiae 117, *119*
waltonii 118
Doratophyllum **221**
Drepanophycus **60**, 61, 309, 309
eximium 61
spinaeformis *62*
Drimys 295
Dryopteris 136
problematicus 136
Dutoitia 56, 309

E

Eboracia **132**
Echites 296
Elatides 303, 306, 308
Elatocladus 272, 274, **275**, 308
australis 275
conferta 275
heterophylla *273*, 275
jabalpurensis 275
Eleuterophyllum 61
Eligodendron **72**, 312
branisae
Embothrium 295
Eoangiopteris *119*
Eogaspesiea 56
Eospermatopteris 174
Ephedra 283
Equisetites 97, 98, 302, 303, 305, 313, 314
approximatus 98
fertilis 98
frenguellii 98
morenianus 98
munsteri *99*
patagonica 98
quindecimdentata 98
scitulis *99*
Equisetostachys 97
Equisetum 45, 52, 83, 84, **97**, 314
Eremopteris **163**, 167, 310
golondrinensis 164
sanjuanina 164
whitei 164
Eretmophyllum 246, 303
Ernestiodendron 262
Etapteris 108
Eucerospermum **257**
nitens 257
opimum *255*, 257
patagonicum 257
Eugenia 295
Eurystoma angulare *185*
Eusigillaria 77

F

Fagoxylon 295
Fagus 295
Fanerotheca 196
Feronia 304
Fitzroya 277
tertiaria 277
Fryopsis 301, 306
Furcula 288

G

Gangamopteris 210, **212**, 213, 312, 313
angustifolia 212, *215*
castellanosii 212
cyclopteroides 212
mosesii 212
obovata 212
Geminitheca 184
scotica 202, *203*
Genomosperma
kidstonii *185*, 202, *203*
latens 202
Gigantopteris **165**, *166*, 302, 305
Ginkgo 26, 242, 248, 269
biloba 241, 248
Ginkgoidium **245**, 308, 314
bifidum 245, *251*
nathorstii 245
Ginkgoites 26, **243**, 248, 269, 303, 305, 308, 313, 314, 315
crassipes 243
cf. digitata 243
eximia 243
patagonica 243
taeniata 243
ticoensis 243
tigrensis 243, *244*, *247*
truncata 243
Ginkgophyllum 306, 313
Girvanella 30
Gleichenia 26, 128, 129, 269
Gleicheniidites 129
Gleichenites 26, **128**, 269, 305
argentinica 128, *131*
feruglioi 129
juliensis 129
cf. micromerus 129
piatnitzkyi 129
san-martinii 129
vegagrandis 129
Glenopteris 302
Glossopteris 210, **211**, 212, 213, 307, 312, 313
ampla 211
angustifolia 211
argentina 211
browniana 212
conspicua 212
damudica 212
decipiens 212
indica 212
retifera 212
stipanicicii 212, *215*
stricta 212
Glyptostroboxylon goeppertii 277
Gnetopsis 184
Goeppertella 142, 314
frenguellii 142
macroloba *141*, 142
Goeppertia 296
Gonatosorus **132**
Gondwanidium *161*, **163**, 306, 311, 312
plantianum 163
Gosslingia 56
Gyroporella 33

H

Halonia 69
Haplostigma **81**, 309
furquei 81
Hartzia 250
Hausmannia **142**, 303, 305, 307, 308, 314
de-ferrariisii 142
dentata 142
faltisiana *141*, 142
papilio *141*, 142
patagonica 142
Hedeia 56
Heilungia 308
Hepaticites 39
Hexagonocarpus 165
Hicklingia 56
Hirmeriella 267
Hirsutum *215*
Hoegia 190
Hoffmannia 296
Horneophyton 55, 309
Horstisporites feruglioi 65
Hostimella 57, 309
Hughesisporites patagonicus *62*, 65
Hydrosperma tenuis *185*
Hyenia **85**, 300
argentina 86
elegans *87*

Hymenophyllites 129
Hystrichosphaera 31
Hystrichosphaeridium 31

I

Indostrobus 267
Iniopteris 307
Intia 307
vermicularis *37*
Isoetes *79*, 80, 81, 82
Isoetopsis 80

J

Jacutopteris 308
Johnstonia 190

K

Kaloxylon 26, 179
Karkenia **246**, 248
incurva *244*, 246, *247*
Kegelidium 310
Klukia **126**, 303, 305, 308
exilis *123*
Klukisporites 127
Knorria 69
Kylikipteris **132**
arguta 132

L

Laccopteris 137, 303
Lagenostoma 26, 180, 184, 204
lomaxii *181*, *203*
Lanceolatus 213
bonariensis 213
Landolphia 296
Laurophyllum 294
Lebachia **260**
piniformis *261*
var. solmsii *261*
Lepidocarpon **78**, 145, 151
lomaxii *75*
Lepidodendron *67*, **68**, 69, 70, *71*, 72, 74, 81, 82, 148, 156, 172, 301, 305, 310, 312
patagonicum
pedroanum 72
schizostelicum *67*
Lepidodendropsis **64**, 301, 306, 310
Lepidophloios **69**, 70, *71*, 301
Lepidophylloides **73**, 146
latifolium *71*
Lepidopteris **192**, 194, 303, 305, 314
stormbergensis *195*
Lepidostrobophyllum 74
Lepidostrobus *67*, **73**, 74, 77
major 74
Leptophloeum 309
Leptostrobus *247*, **250**, 252, 308
Lescuriopteris 302
Libocedrus prechilensis 277
Linguifolium **168**, 314
arctum 168
diemenense 168
llantenense 168
Linopteris **165**, 182
Lithotamnium 34
Lobatannularia 93, 305
Lomatia 295
Lonchopteris **165**
Lophosoria 135
Lophoderma 307
Lycopodiopsis **70**, 72, 312
derbyi 72, *75*
pedroanus 72
Lycopodites 63
Lycopodium 45, **63**, 154
Lycopodiumsporites 63
Lyginopteris 27, **179**, 301
oldhamia 26, *181*, 27
Lygodium 125

M

Macrocystis 38, 46
Macrotorellia 308
Macrozamia 216
Magnolia 287
Marattia 113
Marattiopsis **114**, 320, 305, 314
munsteri *109*, 114
Mariopteris 180, 301, 302
eremopteroides 301
pottsvillea 301
pygmaea 301

Mascagnia 296
Masculostrobus 270
altoensis 270
Matayba 296
Matonia 137, 138
Matonidium 138
Maytenus 296
Medullosa **180**, 205, 301
anglica *185*
Megalopteris 301
Megaphyton 116, 126
Mesocalamites 92, 301, 310
Mesodescolea **224**
plicata 224, *227*
Mesosingeria **197**
coriacea 197, *199*
herbstii 197
mucronata 197
obtusa 197
striata 197
Mesoxylon 258
Metaclepsidropsis 110
Metasequoia 282
Microcachrydites
Microcachrys 271, 281, 282
Microthyriacites baqueroensis 36
Michelilloa **220**, 314
waltonii *219*, 220
Mixoneura 182
Mohria 125
Monanthesia magnifica *231*
Muscites 40
Myeloxylon 182
Myrceugenia 296
Myrcia 295, 296
Myrica 295

N

Nathorstia 137, 138, 305, 308
alata 138
angustifolia *141*
latifolia *141*
pectinata 138
Nathorstiana 80, 81, 304
arborea *79*
Nectandra 295, 296
Nelumbium 288
Neocalamites 85, 96, 302, 303, 305, 307, 313, 314
carrerei 96, *99*
ischigualastii 96
hoerensis *99*
ramaccionii 96
Neuropteridium validum 163
Neuropteris 103, *161*, **164**, 165, 180, *181*, 182, 301, 305, 310, 311
flexuosa 302
pocahontas 301
rarinervis 302
tennesseeana 301
tenuifolia 302
Neurospermum 165
Nilssonia **217**, 218, 303, 305, 306, 308, 314, 315
clarkii 217
princeps 217
taeniopteroides 217, *219*
tenuinervis *219*
Nilssoniopteris 228, **232**
Nipaniophyllum 240
Noeggerathia 171
Noeggerathiopsis **253**, 254, 306
cuneata 254
hislopi 254
var. euryphylloides 254
var. subrhomboidalis 254
Noeggerathiostrobus 171
bohemicus *175*
Notaphoebe 295, 296
Nothodacrium 314
Nothofagoxylon 287
Nothofagus 287, 288, 295, 315
lanceolata

O

Ocotea 295
Odontopteris *161*, **164**, 182, 305
Oligocarpia **128**, 301, 305
capitata *131*
Onoclea 136
Onychiopsis **133**, 304, 305, 308
Ophioglossum 112
palmatum 112
Oreodaphne 296

Osmunda 120, 121, 145, 305
Osmundacaulis **120**, 121, 314
atherstonei *123*
brasiliensis *123*
gibbiana *123*
herbstii 120, *123*
dunlopii 121
natalensis *123*
patagonica 120, *123*
sahnii *123*
Osmundacidites 124
Osmundites 120
Osmundopsis **121**
Otozamites 226, **232**, 237, 303, 305, 308, 315
abbreviatus 233
albosaxatilis 233
ameghinoi 233
barthianus 233
bechei 233
bunburyanus 233
chubutensis 233
genuensis 233
grandis 233
hislopi 233
latior 233
linearis 233
oldhami 233
parviauriculata 233, *235*
rothianus 233
sanctae-crucis 233
simonatoi 233
sueroi 233
Ottokaria 213, 215
cf. bengalensis 213
Ovopteris 301

P

Pachypteris **196**, 197, 303, 314
crassa 196
dalmatica 196
elegans 196
patagonica 196
Pachytesta 164
Pagiophyllum 278, 303, 308
cf. crassifolium 278
feistmantelii 278
Palaeocycas 303
integer 217, *219*
Palaeostachya 94
Palaeostigma 309
Palaeotaxus 282
rediviva *273*
Palaeovittaria **212**
kurzi 212
Palmoxylon 294
patagonicum
Palyssia 303
Paracalamites 93, 306, 307
Paranocladus 261, **262**, 313
? fallax *261*, 262
? hallei 262
Pararaucaria **267**
patagonica *265*, 267
Paullinia 295, 296
Paulophyton 310
Pecopteris 103, **158**, *161*, 301, 302, 305, 313
cambuhyensis 158
feminaeformis 313
(Asterotheca?) frenguellii 117
(Dactylotheca?) hirundinis 125
pedrasica 158
(Ptychocarpus ?) unita 117
unita 158, 313
Peltaspermum **194**, *195*, 205
Pentoxylon 240
sahnii *215*
Persea 295
Phanerosorus 137
Phellinites degiustoi 36
Pherosphaera 271, 281
Phlebopteris **137**, 138
woodwardii *131*
Phoebe 295, 296
Phoenicopsis 245, 303, 305, 308
Phylladoderma 246
Phyllocladoxylon antarcticum 274
Phyllocladus 271, 281, 282
Phyllotheca **98**, 101, 307
australis 100
cf. deliquescens 100
etheridgei *100*
gracilis *100*
patagonica 100
Physostoma 180
elegans *185*

Pila 33
Pilgerodendron 277
Pinnularia viridis *37*
Piperites 295
Pityophyllum 308
Pitys 174, 258
Platanus 287
Platyphyllum 309
Pleuromeia **77**, 81, 302, 305, 307
  sternbergii *79*
Plumiera 296
Podocarpoxylon
  aparenchymatosum 274
  dusenii 274
Podocarpus 270, **271**, 281
  andiniformis 271
  dubius 271
  ? palyssiafolia 272
Podozamites **263**, 264, 305, 306, 308
  elongatus 263
  aff. gracilis 263
  lanceolatus 263
Polypodites 143
Polypodium 143
Poterlobatia 295
Potoniea 165, 182
  adiantiformis *185*
Praechara votua *37*
Prolepidodendron 61
Protocalamites 92
Protocalamostachys 92, **93**
  arranensis *89*
Protojuniperoxylon ischigualastensis 277
Protolepidodendron **61**, 146, 148, 149, 151, 300, 309
  scharianum *62*
Protolepidodendropsis 64
Protophyllocladoxylon cortaderitaensis 274
Protophyllocladus australis 274
Protopitys 174
Protopteridium **104**
  hostimense *105*
Protopteris 133
Psaronius *115*, **116**, 301, 313
  brasiliensis 116, *119*
Pseudobornia **86**
  ursina *87*
Pseudoctenis **218**, 305, 314, 315
  ctenophylloides
  ensiformis 220
  cf. medlicottiana 220
  oleosa *223*
Pseudosporochnus 148
Pseudotorellia 308
Pseudovoltzia 263, *265*
Psidium 295, 296
Psilodendrion 56
Psilophyton **56**, 146, 300
  princeps *59*
Psilotum 82, 83, 154
  triquetrum *79*
Pteris nirihuaoensis 134
Pteroma 197
Pterophyllum **234**, 302, 303, 305, 308, 314
  barrealense 234
  princeps 234
Pterorrachis barrealensis 191
Pteruchus **191**, 197, 206, 208
  africanus *193*
  dubius 191
  petasatus 191
  simmondsii 191
Ptilophyllum 226, **234**, 303, 305, 308, 315
  acutifolium 234
  cutchense 236
  hislopi *235*, 236
  longipinnatum *235*, 236
  patagonicum 236
  pectinoides 236
Ptilozamites 308
Ptychocarpus **117**, *119*, 305
Pursongia 307

Q

Qualea 295

R

Reinschia 33
  australis *37*
Remijia 296
Rhacophyton 106, 110, 306
Rhacopteris *161*, **162**, 173, 301, 310, 312
  chubutiana 162
  ovata 162, 311

septentrionalis 162
Rhachiopteris 26, 180
Rhamnidium 295
Rhexoxylon **187**, 188, 205, 314
  piatnitzkyi *189*
Rhipidopsis 307
Rhodea 180, 301, 310
Rhynia 46, 47, 52, **53**, 55, 57, 144, 145, 146, 148, 149, 154, 156, 157, 300
  gwynne-vaughani 53, *54*, *55*
  major 53, *54*
Rhyzodendron 70
Riccia 39
Ricciopsis 39
Rissikia 314
Rondeletia 296
Rubiacites 296
Rubus primaverae
Ruffordia **126**. 304, 305, 308
  goepperti 126
Ruflorinia 222
  pilifera 222
  sierra 222, *223*
Ruprechtia 294

S

Sagenopteris **207**, 290, 305, 308, 314
  colpodes *209*
  nilssoniana 207, *209*
  paucifolia 207
  rhoifolia 207
Salnia 240
Salnioxylon 240
Salairia 307
Salpingostoma 184
  dasu *185*, *203*
Salvinia 143
Samaropsis **256**, 306
  argentina 256
  bahiensis *255*
Sanmiguelia 288
Sapindus 296
Saportaea **249**, 305
  dichotoma 249, *251*
  flabellata 250
  intermedia 250
Saxegothaea 271, 281
Saxegothopsis fuegianus 274
Sciadophyton 56
Sciadopitys 281
Scleropteris **160**, 161
  crassa 162
  furcata 162
  vincei 162
Scolecopteris 118, *119*
Scolopendrium 148
Scutum 213
Schinus 296
Schizaea 125
Schizaeopsis 304
Schizolepis 263, 308
Schizoneura 98, **101**, 305, 307, 312
  gondwanensis *99*
Schizopodium 309
Selaginella 48, **64**
Selaginellites 65
Selenocarpus 138
Senftenbergia **126**, 301
  sturi *123*
Sequoia 306
Sequoiadendron 281
Sigillaria 74, *75*, **76**, 77, 148, 301, 305
Sigillariopsis **76**
  cordata *75*
Sigillariostrobus **77**
Solenites 250
Spencerites 63
Sphaerocodium 30
Sphenobaiera **245**, 303, 308, 314
  argentinae 245
  horniana *247*
Sphenophyllostachys **88**, 90
  aquensis *87*
Sphenophyllum 86, **88**, 91, 156, 300, 301, 302, 305, 306, 311, 313
  cuneifolium *89*, 90
  insigne 90
  cf. oblongifolium 90
  speciosum 89, 90
  thonii 90
  verticillatum 90
Sphenopteridium 180, 301, 310
Sphenopteris 26, 27, 133, **158**, 159, *161*, 177, 179, 301, 302, 308, 310, 313

anderssonii 159
antarctica 159
fittonii 159
hoeninghausi 26, 27
leckenbyi 159
membranosa 159
nauckhoffiana 159
nordenskjoldii 159
patagonica 159
pecten 159
(Coniopteris?) permira 130
(Onychiopsis ?) psilotoides 134
sanjuanina 159
sanjulianensis 159
sueroi
(Ruflorinia?) thoriana 222
Sphenozamites 305
Sporogonites 56
Stachyopitys
cf. annularioides 191
anthoides 191
Stachyotaxus 303
Stachypteris 126
spicans *131*
Stangeria 216, 224
Stauropteris 107, 144, 156
burntislandica *199*, 201, 202
oldhamia *105*
Stephanophyllum 246, 308
Sterculia 294, 296
Stigmaria 66, 76
ficoides 67
Stylites 80, 81
Styrax 295
Sublepidodendron 64
Subsigillaria 77
Sueria 225
rectinervis 225, *227*
Sugambrophyton 61
Supaia 302, 305
Swedenborgia 263
Syniopteris 307

T

Taeniocrada 56
Taeniopteris 168, 302, 307, 308
arctica 168
daintreei 168
densinervis 168
plicatella 168
stenophylla 168
Taxites 306
Taxodium 281
Taxus jurassica 282
Tetrapteris 296
Tetraxylopteris 174
Thamnopteris 121, 156
Thaumatopteris 140, 303, 314
barrealensis 140
chihuiensis 140
dunkeri 140
eximia 140
pusilla 140
rocablanquensis 140
schlechtendalii *123*
tenuiserrata 140
Thinnfeldia 186, 197, 303, 305, 307, 308
constricta *193*, 198
praecordillerae 198
Thursophyton 52, 56, 57
elberfeldense 57, *59*
Thyrsopteris 133
antiqua 133
Ticoa 221
harrisii 222, *227*
lamellata 222
magnipinnulata 222, *227*
Tilia 210
Tmesipteris 82
Todea 120
Todites 122, 303, 305, 308, 314
denticulata *123*
williamsonii 122
Tomaxellia 266, 267
biforme 265, 267
degiustoi 267
Trichilia 296
Trichomanes 145
Trichopeltis reptans 38
Trichopitys 246, 248
heteromorpha *251*
Trigonocarpus 164, *181*, 182
Trilobosporites 127
apiverrucatus 127
purverulentus 127

trioreticulosus 127
Triphyllopteris 166, 301, 310
collombiana 167
Trisaccites 272
Trisacocladus 272, 281
tigrensis 272, *273*
Tristachya 91
crockensis *87*
Trizygia 90
Trochyliscus 35
Tubicaulis 111
Tyliosperma 180

U

Ulodendron 310
Ulothrix 38, 45
Ullmania 263
cf. bronnii *261*
Umkomasia 191, 205
cacheutensis 191
macleanii *193*

V

Vardekloeftia 238, *239*, 240
Vertebraria 210, 211, *215*
Viatscheslavia 70, 307
Voltzia 263, 303
Walchia 262, 302
Walkomiella 262, 313
Weichselia *161*, 165, 304
Wielandiella 228, *239*, 303
Williamsonia 226, 303, 315
bulbiformis 226, *231*
cf. gigas 228
pusilla 228
sewardiana *229*
umbonata 228
Williamsoniella 228
coronata *235*
Woodsia 136
Woodwardites 142

X

Xylopteris 190

Y

Yabeiella 166, 168, 314
brackebushiana 168
mareyesiaca 168
spathulata 168
wielandii 168
Yarravia 56

Z

Zamia 214, 216, 237
australis 225
tertiaria 225
Zamites 226, 236, 237, 303, 308, 315
anderssonii 236
antarcticus 236
decurrens *235*, 236
cf. gigas 236
pachyphyllus 236
pusillus 236
Zizyphus 295
Zonalapollenites 274
Zosterophyllum 56, 149, 300, 309
myretonianum *59*
Zuberia 190
Zygopteris 108

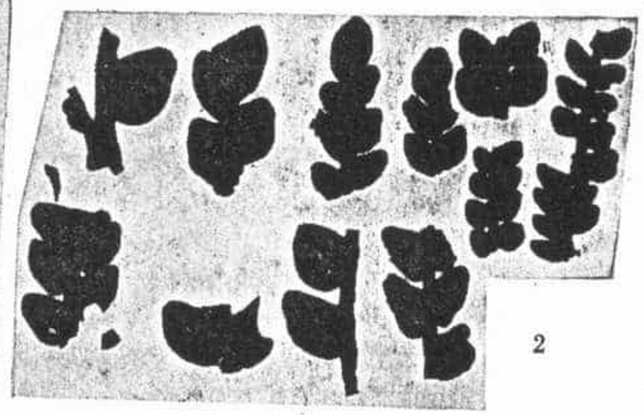
Este número de la Serie Didáctica se ha financiado en parte con un subsidi
del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aire
Argentina, que no se hace responsable del contenido del mismo.

Serie Técnica y Didáctica del Museo de La Plata : Nº 10 27 de febrero de 1970

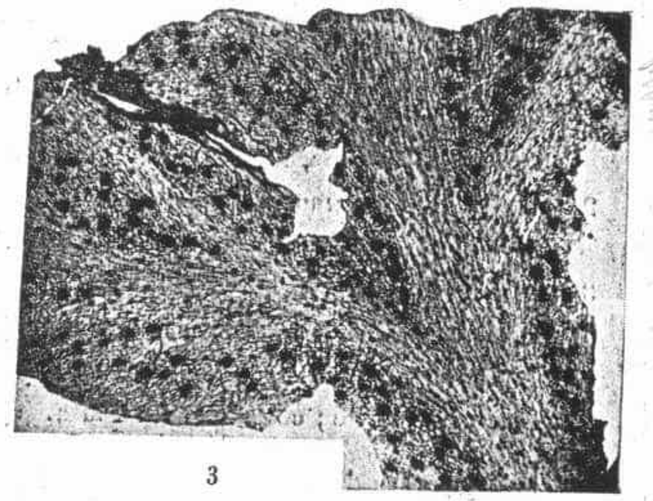
LAMINA I

1. Impronta de *Rhacopteris ovata* (Mc Coy) Walkom.
Carbónico, Argentina; colección La Plata. Algo reducido.
2. Compresiones de fragmentos de *Dicroidium zuberi* (Freng.) Archang.
Triásico, Argentina; colección La Plata. Algo reducido.
3. Momificación (cutícula epidérmica) de *Ticoa magnipinnulata* Archang.
Cretácico, Argentina; colección Lillo. 10 aumentos.
4. Petrificación de estróbilo femenino de *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Calder. Jurásico, Argentina; colección Lillo. Tamaño natural.
5. Momificación (esporo) de *Cyatheacidites tectifera* Archang. et Gamerro.
Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 950.

1

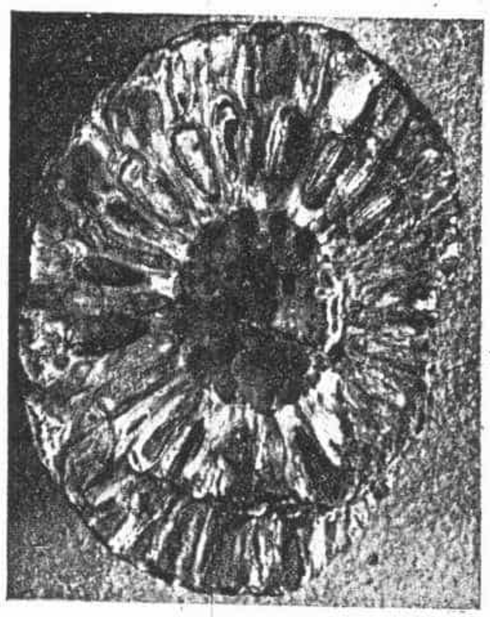


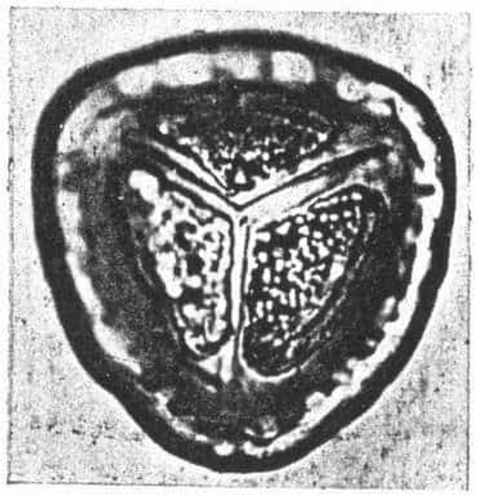
2



3

4

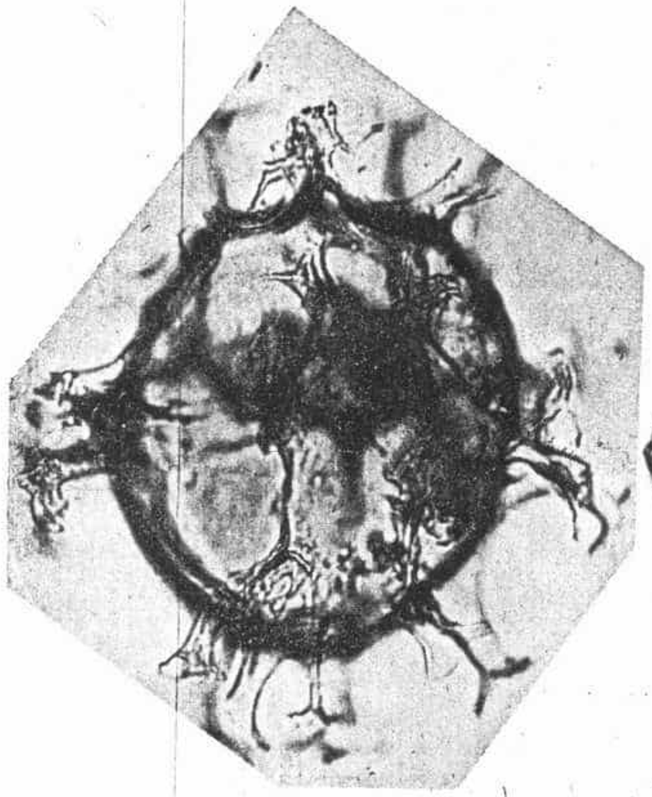




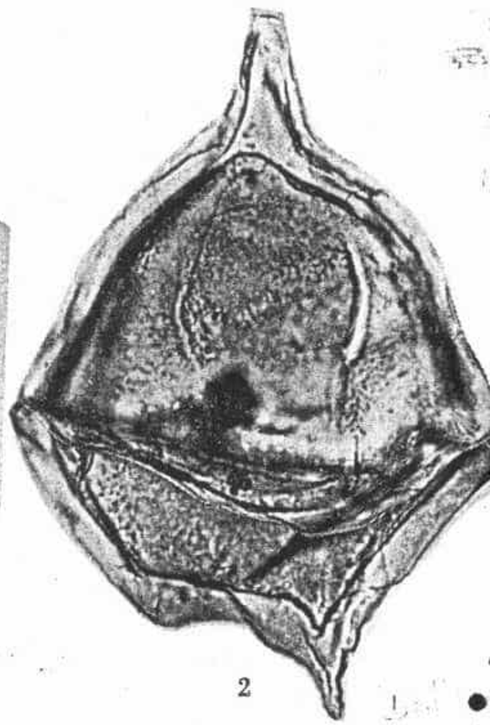
5

LAMINA II

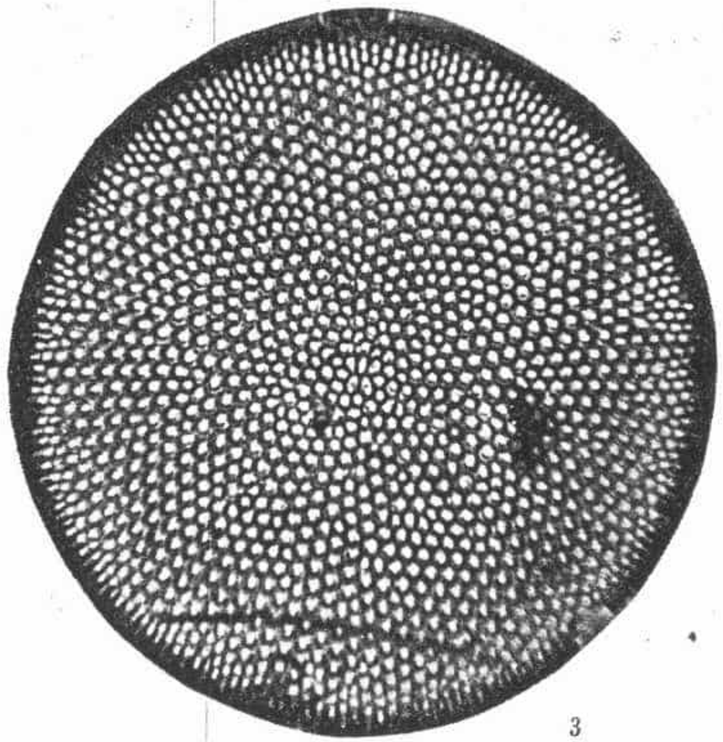
1. *Hystrichosphaera* sp.
   Terciario Inferior, Argentina ; colección La Plata. × 700.
2. *Deflandrea asymmetrica* Wilson.
   Terciario Inferior, Argentina ; colección La Plata × 700.
3. *Coscinodiscus* sp.
   Terciario, Chile ; colección La Plata. × 470.
4. *Diploneis* cf. *interrupta* (Kütz) Cl.
   Terciario, Chile ; colección La Plata. × 470.



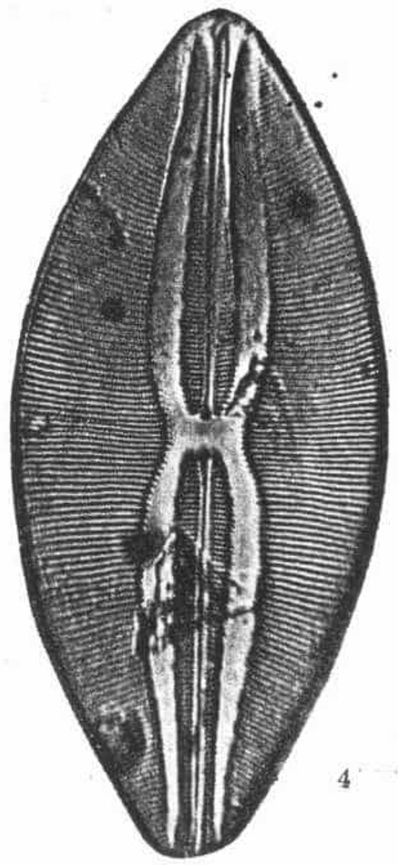
1



2



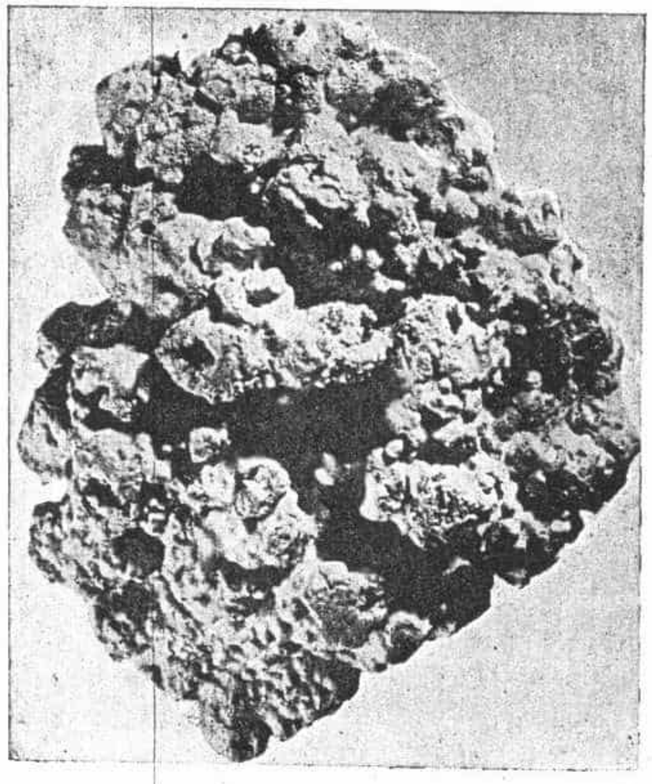
3



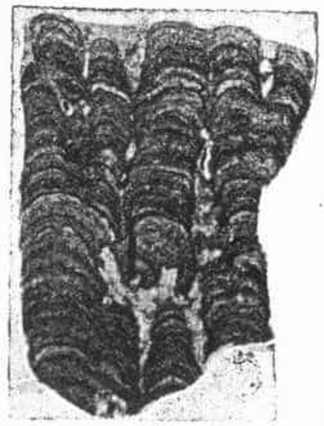
4

LAMINA III

1. *Lithotamnium* sp.
   Holoceno, Argentina; colección La Plata. Algo ampliado.
2. Corte de un estromatolito mostrando la estratificación de capas.
   Terciario, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
3. *Phellinites degiustoi* Singer et Archang.
   Jurásico, Argentina; colección Lillo. Algo reducido.
4 - 5. *Brefeldiellites argentina* Martínez.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 450 y 115 respectivamente.



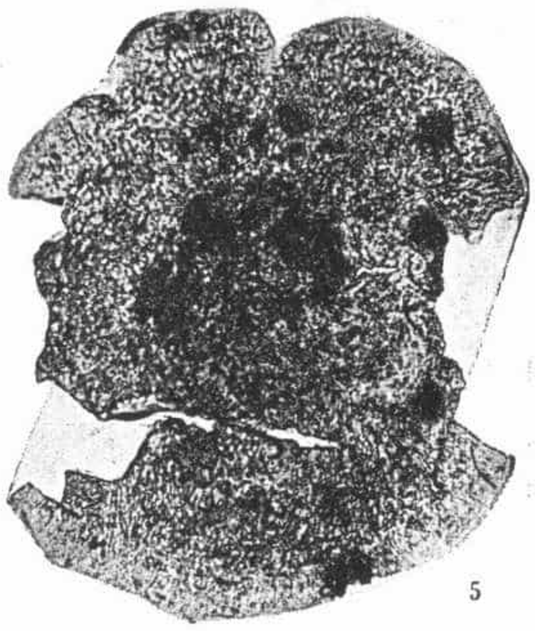
1



2

3

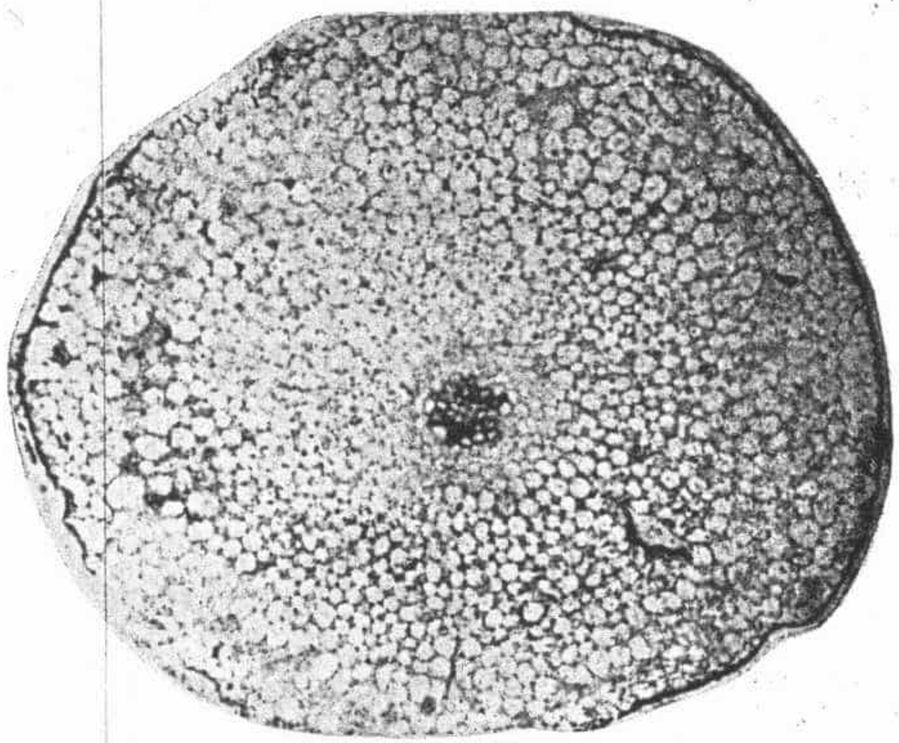
4



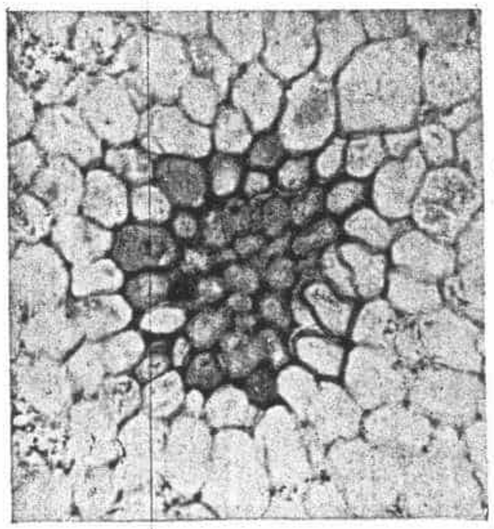
5

LAMINA IV

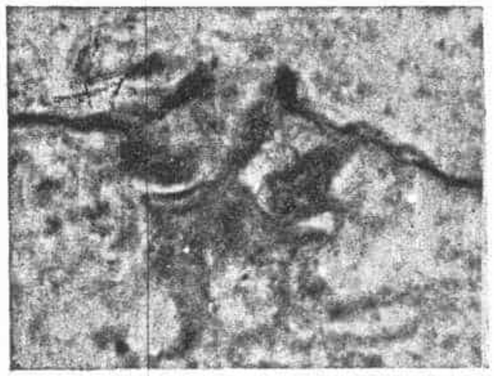
1. Corte transversal de tallo de *Rhynia* sp.
   Devónico, Escocia; colección La Plata. × 35.
2. Detalle de protostela no diferenciada de *Rhynia* sp.
   Devónico, Escocia; colección La Plata.
3. Detalle de estoma en *Rhynia* sp. mostando dos células de cierre.
   Devónico, Escocia; colección La Plata. × 400.
4. Aspecto general de *Baragwanathia longifolia* Lang et Cookson.
   Devónico, Australia; (de Lang y Cookson, 1935); tamaño natural.



1



2



3

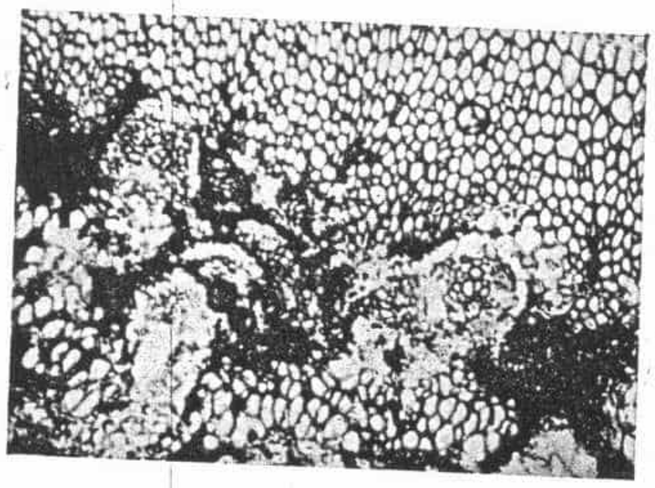
4

LAMINA V

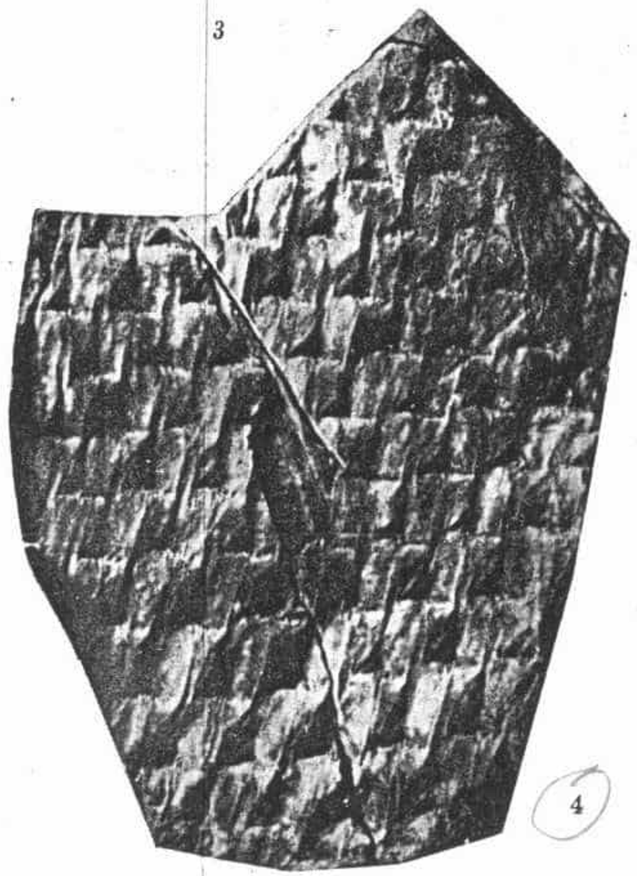
1. Vista de costado de *Eligodendron branisae* Archang. et de la Sota.
   Pérmico, Bolivia; colección Branisa. Tamaño natural.
2. El mismo ejemplar mostrando el corte transversal. Tamaño natural.
3. Detalle de la parte externa del leño que forma fosetas dentro de las cuales se notan los grupos protoxilemáticos.
   Colección La Plata. × 20.
4. *Lepidodendron patagonicum* Archang.
   Pérmico, Argentina; colección Lillo. Tamaño natural.
5. *Lepidodendron* sp.
   Carbónico, Europa; colección La Plata. Tamaño natural.

1

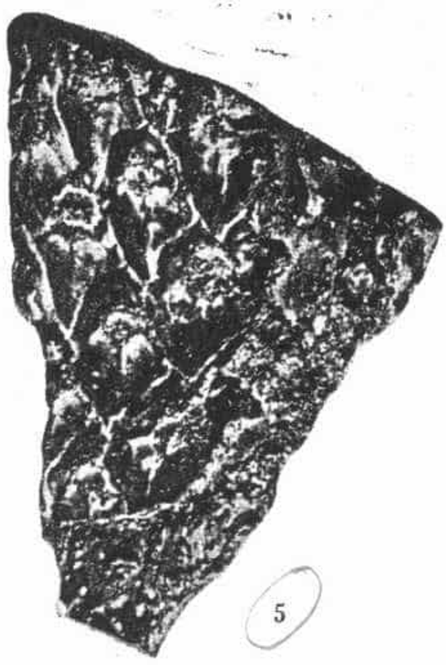
2



3



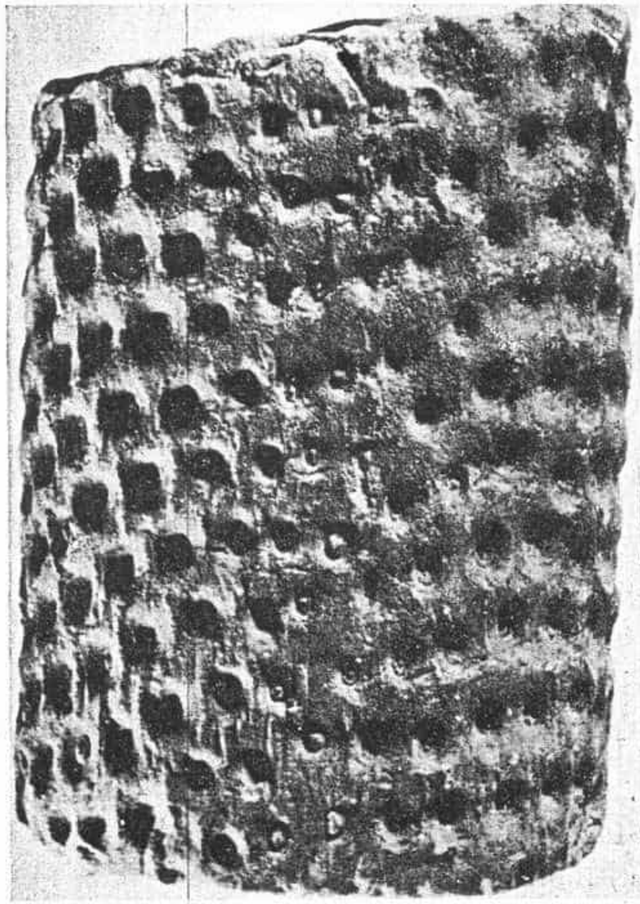
4



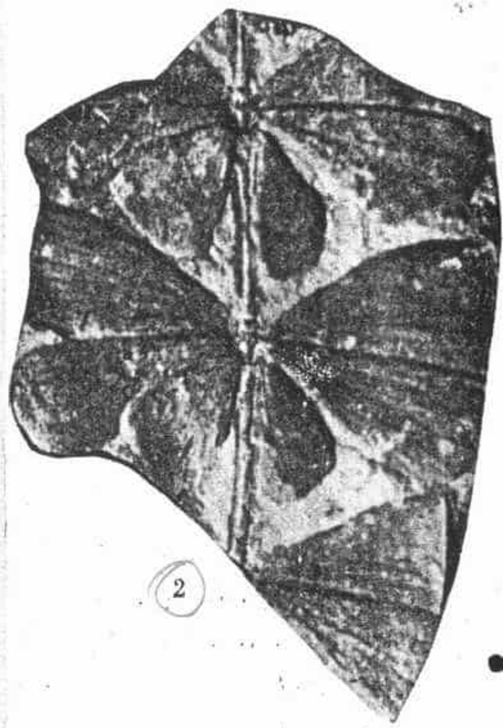
5

LAMINA VI

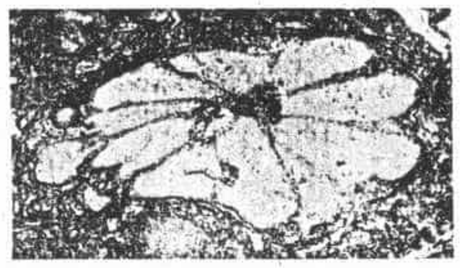
1. *Stigmaria ficoides* Bgt. Molde.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata. × 2/3.
2. *Sphenophyllum speciosum* (Royle) Zeiller
   Pérmico, Argentina ; colección Lillo ; algo ampliado.
3. *Lepidostrobus* sp. Corte transversal.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata. × 3.
4. *Lepidocarpon* sp. Corte longitudinal de esporofilo.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata. × 25.
5. *Sphenophyllum* sp. Corte transversal de tallo.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata, × 20.



1

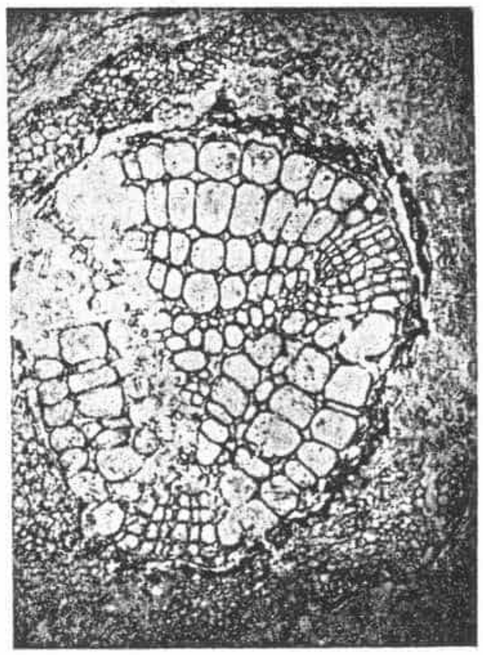


2



3

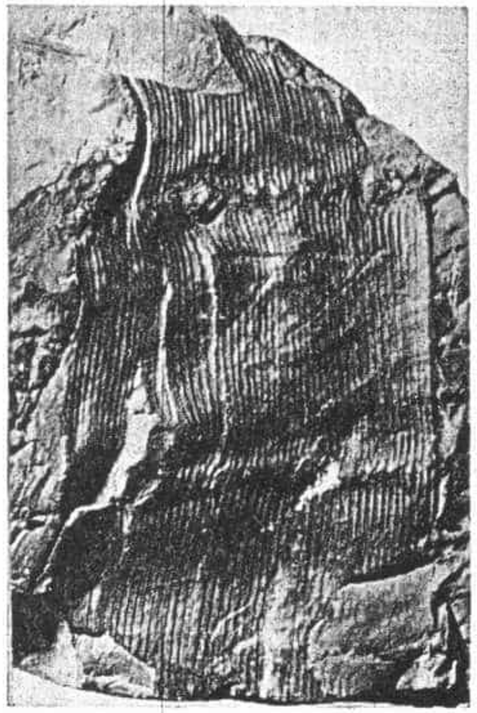
4



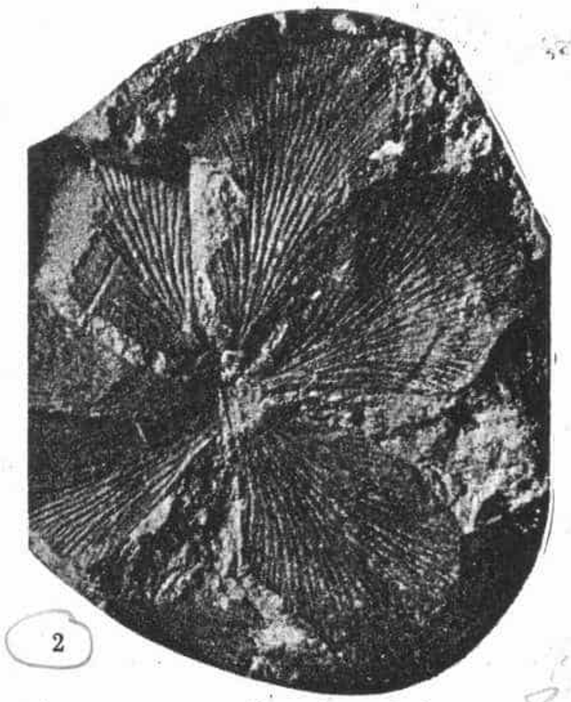
5

LÁMINA VII

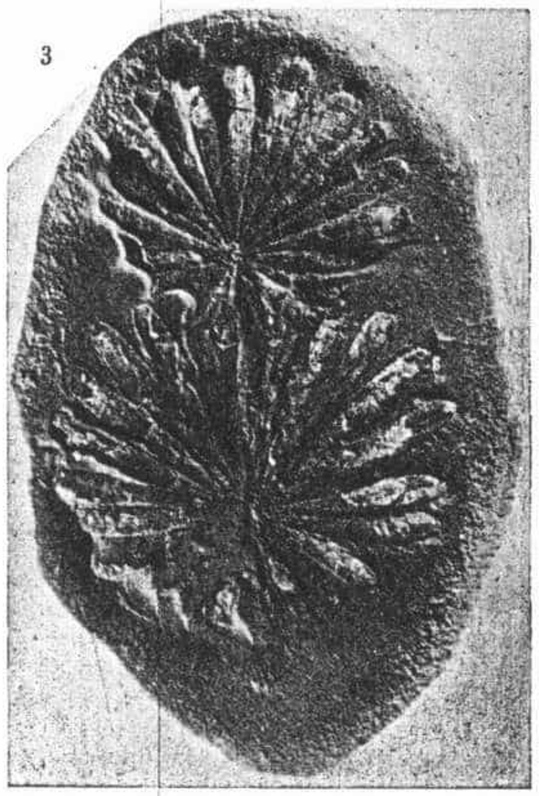
1. *Calamites* sp. Impresión de un molde de tallo.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata ; × 2/3.
2. *Sphenophyllum thonii* Mahr. Verticilo foliar.
   Pérmico, Argentina ; colección Lillo ; algo ampliado.
3. *Annularia stellata* (Schloth.) Wood. Verticilos foliares.
   Carbónico, USA ; colección La Plata ; × 2/3.
4. *Neocalamites* cf. *carrerei* (Zeiller) Halle. (De Frenguelli, 1949).
   Triásico, Argentina ; colección La Plata ; algo reducido.
5. 6. *Equisetites* sp. Vainas foliares.
   Jurásico, Argentina ; ca. tamaño natural.



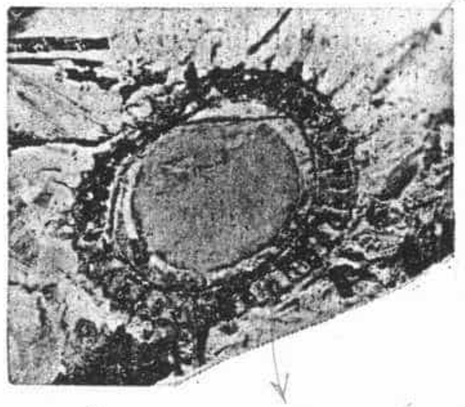
1



2



3



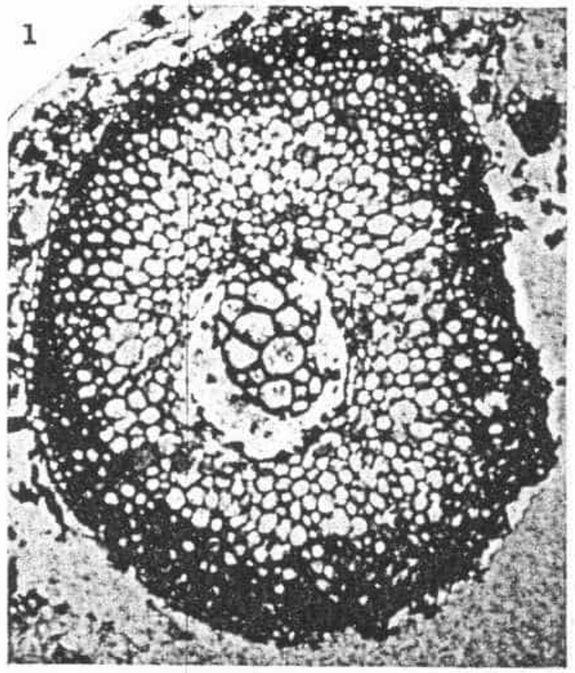
4

5

6'

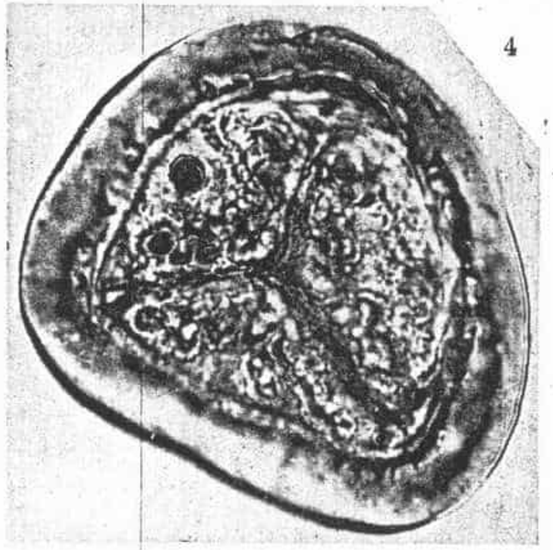
LAMINA VIII

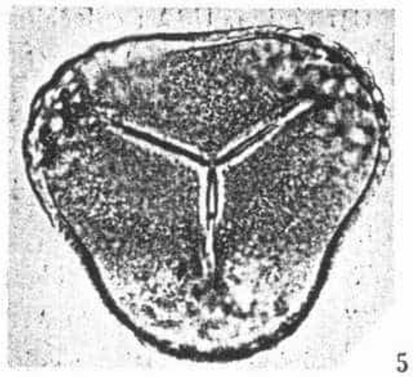
1. Corte transversal de pecíolo de *Botryopteris* sp.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata. × 30.
2. Corte transversal de dos pecíolos de *Stauropteris* sp.
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata. × 10.
3. Corte transversal de pecíolo de *Ankyropteris* cf. *corrugata* (Will.).
   Carbónico, Gran Bretaña ; colección La Plata. × 4.
4. Esporo del tipo *Lophosoria*.
   Terciario Inferior, Argentina ; colección La Plata. × 700.
5. Esporo de Schizaeaceae (*Trilobosporites* sp.).
   Cretácico, Argentina ; colección La Plata. × 600.
6. Esporo de Schizaeaceae (*Cicatricosisporites* sp.).
   Cretácico, Argentina ; colección La Plata. × 600.
7. Esporo de Gleicheniaceae (*Gleicheniidites* sp.).
   Cretácico, Argentina ; colección La Plata. × 600.
8. Esporo de Osmundácea (*Osmundacidites* sp.).
   Cretácico, Argentina ; colección La Plata. × 600.

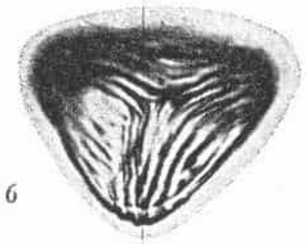

1

2

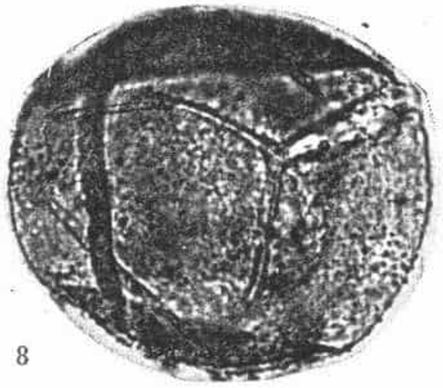
3


4


5


6

7

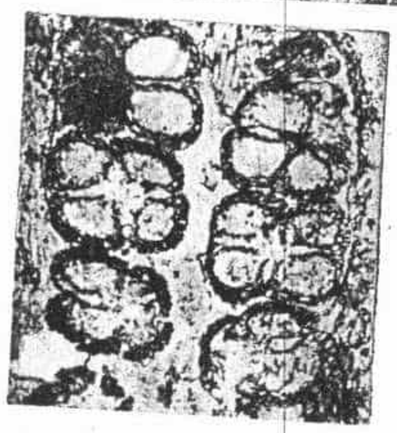

8

1

LAMINA IX

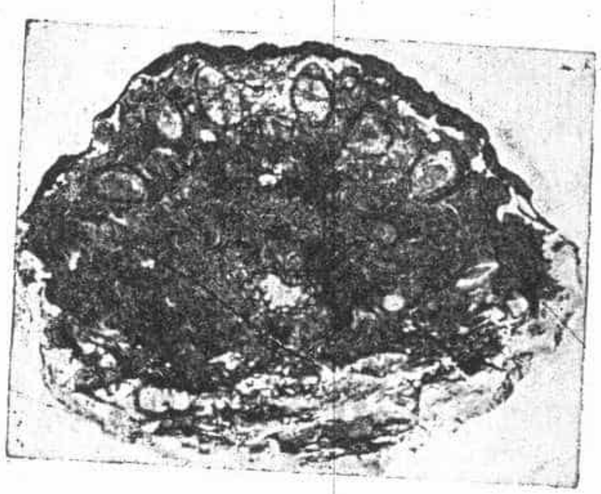
1. *Asterotheca menendezii* de la Sota et Archang.
Triásico, Argentina; colección Lillo. × 2.
2. Corte a través de sinangios de *Scolecopteris* sp.
Carbónico, USA; colección La Plata. × 20.
3. Corte longitudinal de estípite de *Osmundacaulis patagonica* (Archang. et de la Sota) Miller.
Jurásico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
4. Corte transversal de estípite de *Osmundacaulis herbstii* (Archang. et de la Sota) Miller.
Triásico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
5. *Cladophlebis tripinnata* Archang.
Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 2/3

1



2

3

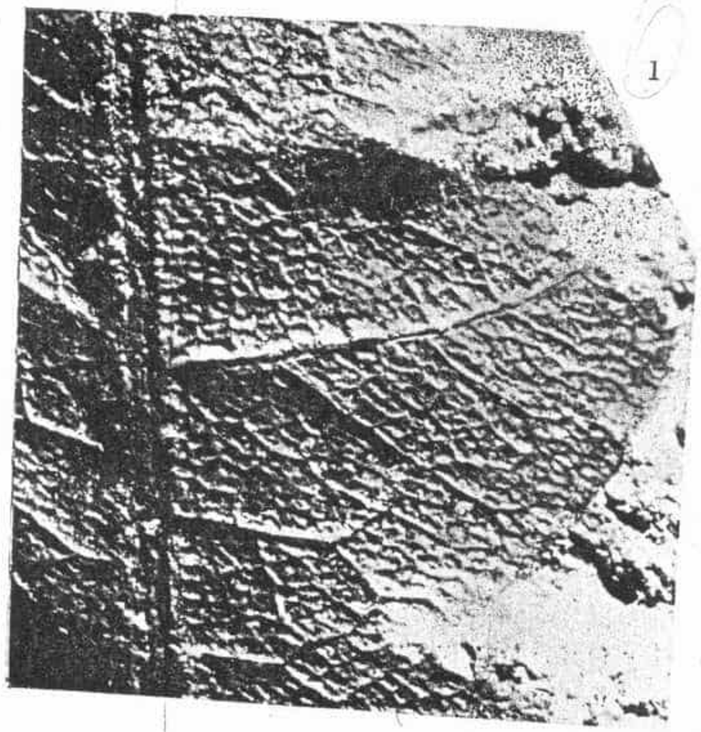


4

5

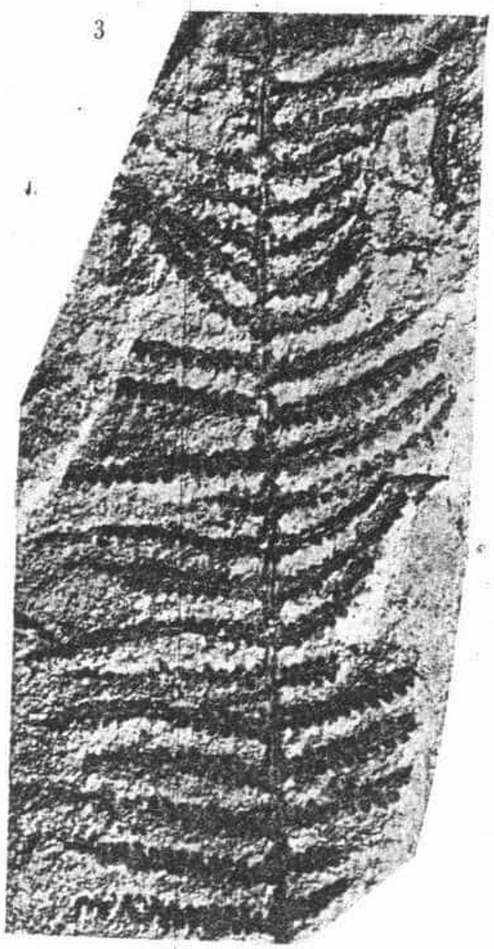
LAMINA X

1. *Dictyophyllum* sp. Detalle de la venación.
   Jurásico, Argentina; colección La Plata. Ampliado.
2. *Sphenopteris sueroi* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
3. *Gleichenites* sp.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
4. *Eremopteris golondrinensis* Archang.
   Pérmico, Argentina; colección Lillo; ×2.5.

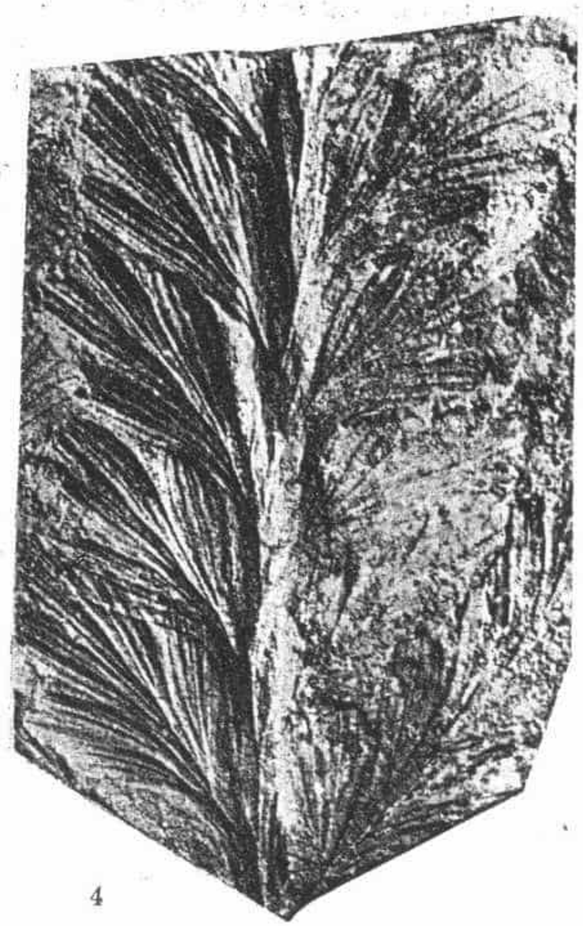


1

2



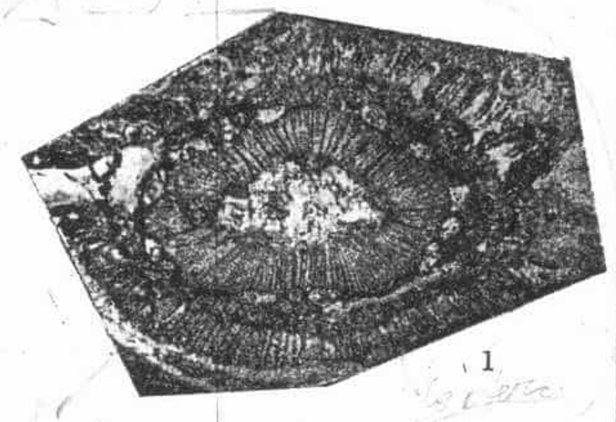
3



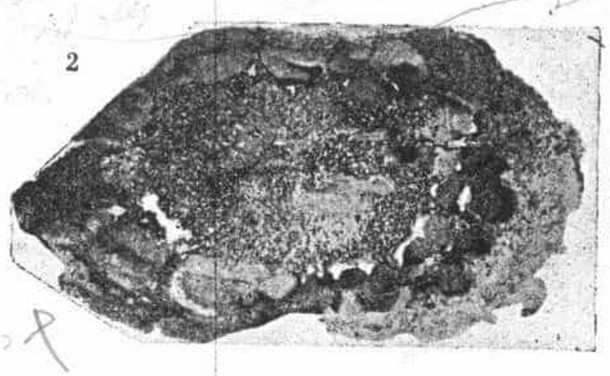
4

LAMINA XI

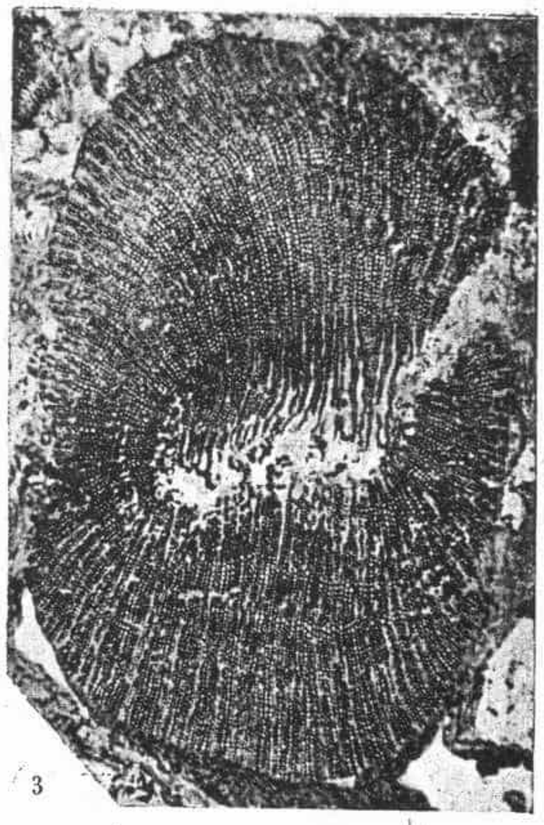
1. *Lyginopteris oldhamia* Binney (corte transversal de tallo).
Carbónico, Gran Bretaña; colección La Plata. × 3.
Rhexoxylon piatnitzkyi Archang. et Brett.
Triásico, Argentina; colección Lillo.
2: corte transversal de una rama; tamaño natural.
3: corte transversal de un lóbulo xilemático centrípeto-centrífugo; × 12.
4: corte radial de xilema secundario; × 70.
5: corte transversal del margen de un lóbulo xilemático, mostrando el floema aún preservado; × 22.



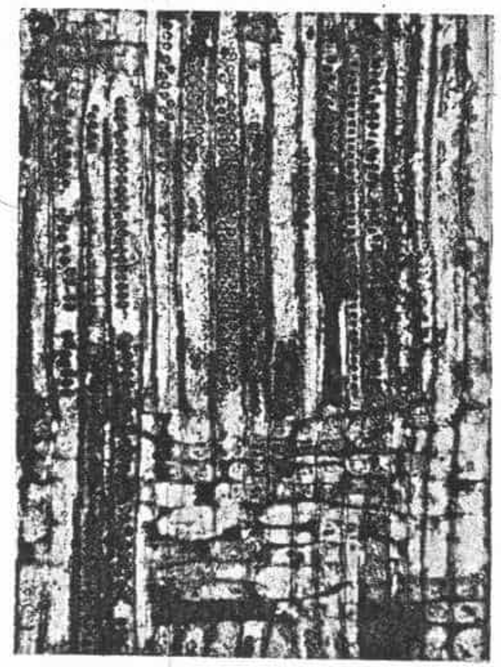
1



2



3



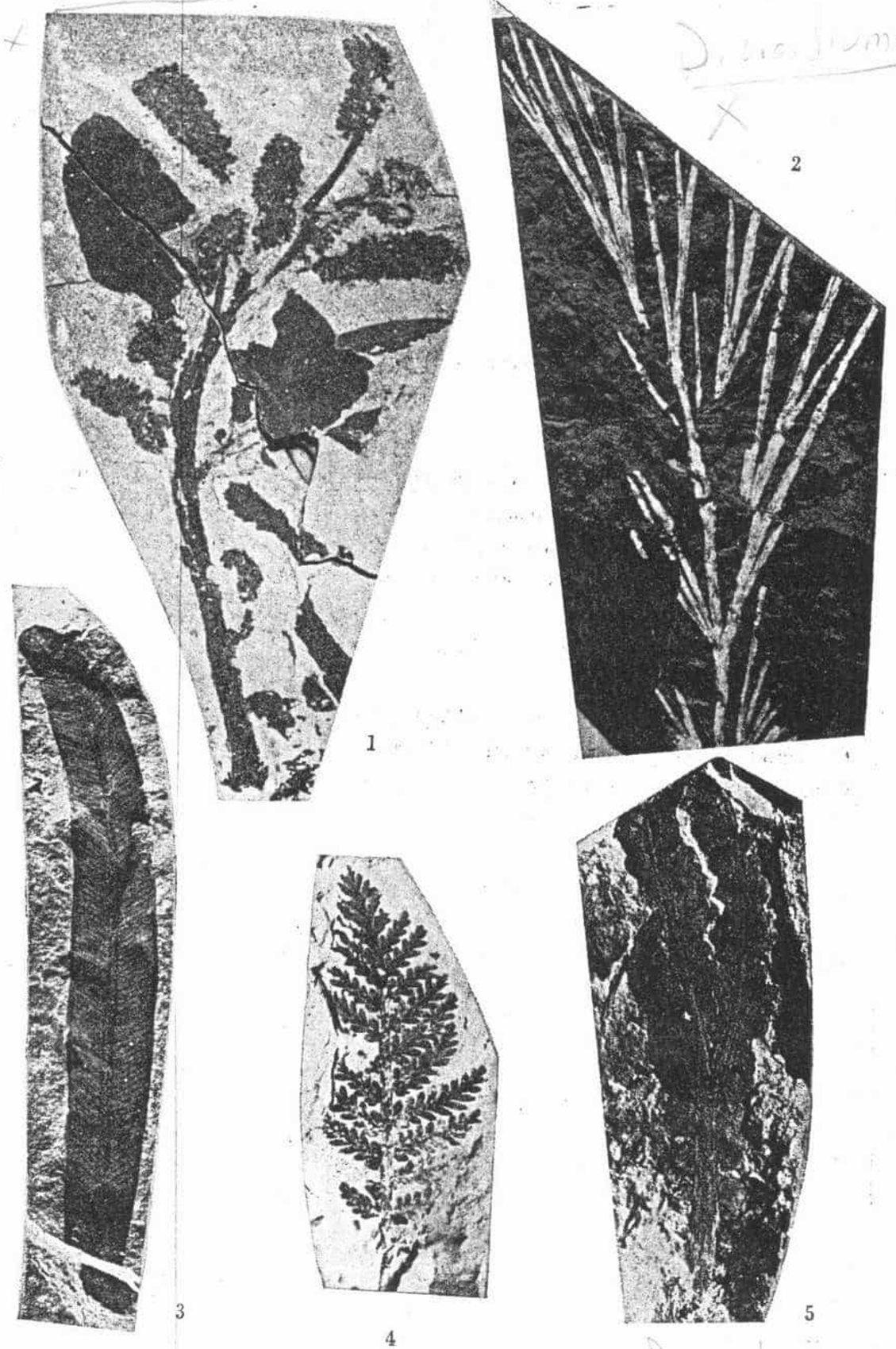
4

5

LAMINA XII

1. *Pteruchus dubius* H. Thomas.
   Triásico, Sud Africa; colección Museo Británico; × 2. (Con el permiso de los Trustees del British Museum).
2. *Dicroidium (Xylopteris) elongatum* (Carr.) var. *irregularis* Bonetti.
   Triásico, Argentina; colección Museo Bs. As. nº 10.009.
3. *Tubeiella* sp.
   Triásico, Mendoza; colección La Plata; × 1.
4. *Pachypteris elegans* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 1.
5. *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan.
   Triásico, Argentina; colección La Plata. × 1.

PTERUCHUS



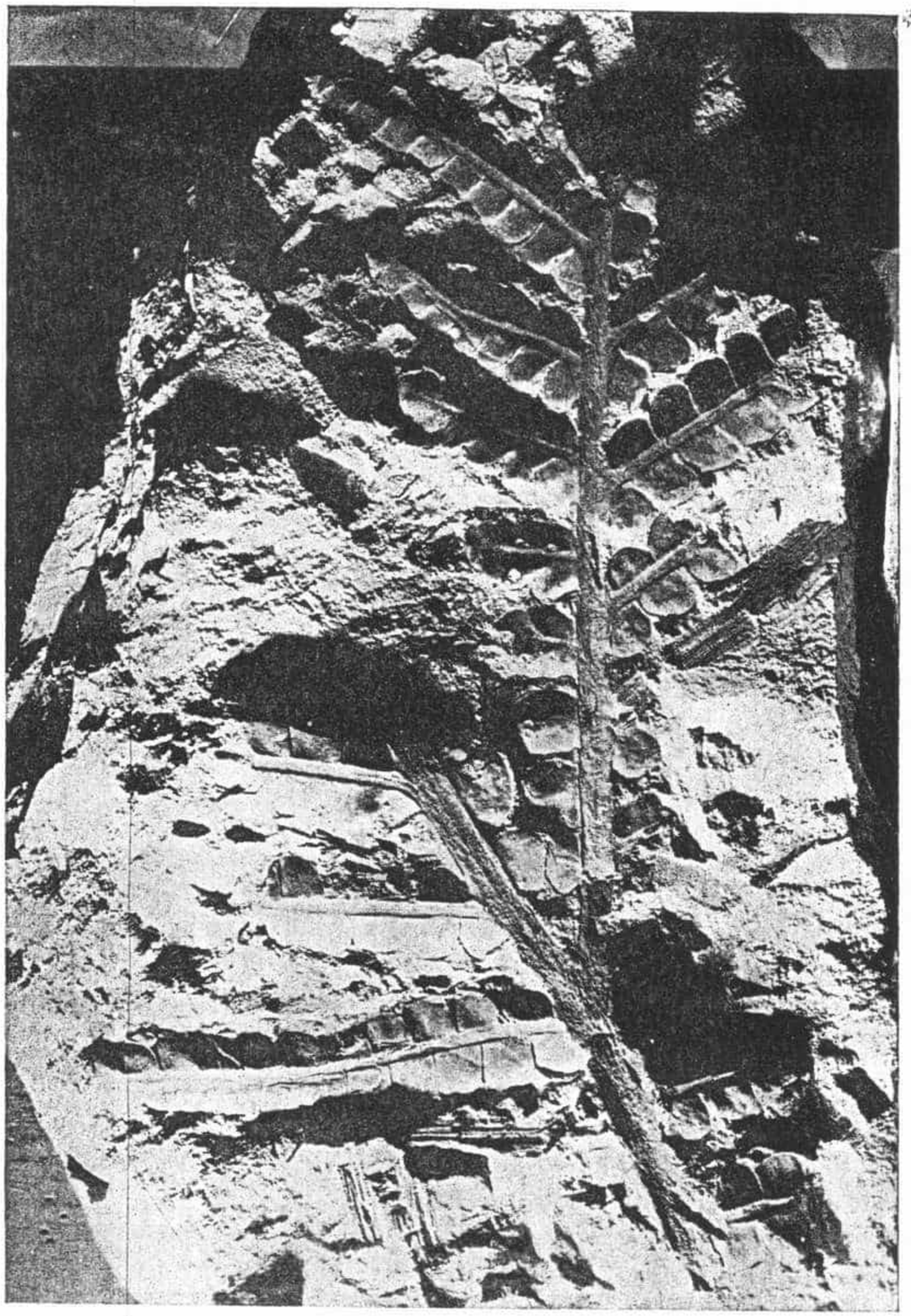
Dicroidium

LAMINA XIII

Improntas de *Dicroidium feistmanteli* (Johnst.) Gothan, *Petruchus dubius* Thomas y *Pseudoctenis ctenophylloides* Bonetti. Triásico, Argentina. colección Museo Bs. As. nº 4375. × 1. (Foto P. Stipanicic).

LAMINA XIV

Dicroidium feistmanteli (Johnst.) Gothan, mostrando la bifurcación del raquis principal. Triásico, Argentina ; colección Museo Bs. As. nº 15752. × 0.75. (Fóto P. Stipanicic).

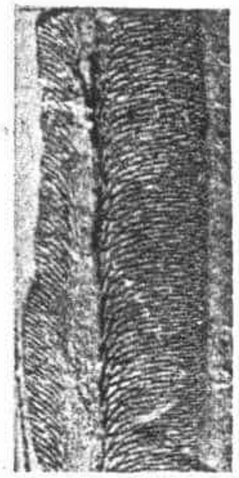


LAMINA XV

1. *Glossopteris indica* Schimper.
   Pérmico, Argentina ; colección La Plata. × 2/3.
2. 6. *Gangamopteris obovata* (Carr.) D. White.
   Pérmico, Argentina ; colección La Plata. × 2/3.
3. *Glossopteris stricta* Bunbury.
   Pérmico, Argentina ; colección Lillo ; tamaño natural.
4. *Glossopteris ampla* Dana.
   Pérmico, Argentina ; colección Lillo ; algo ampliado.
5. Fructificación pedunculada de Glossopterídea. (De Archangelsky y Bonetti, 1963).
   Pérmico, Argentina ; colección Lillo ; × 2/3.

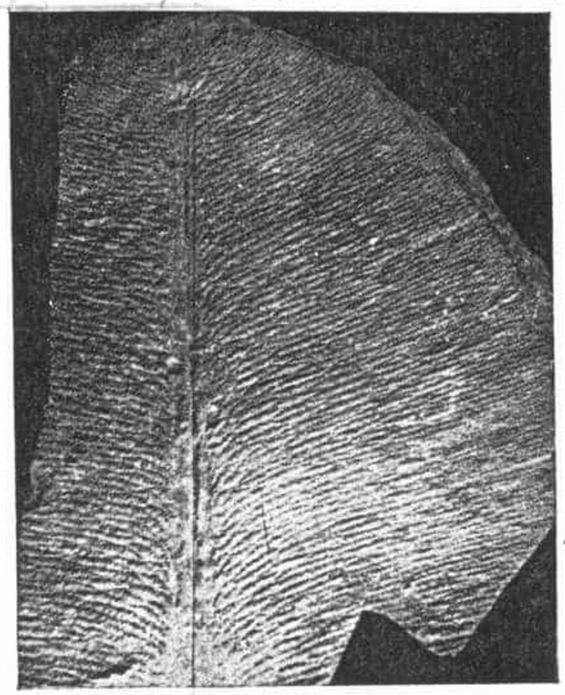
1

2



3

4

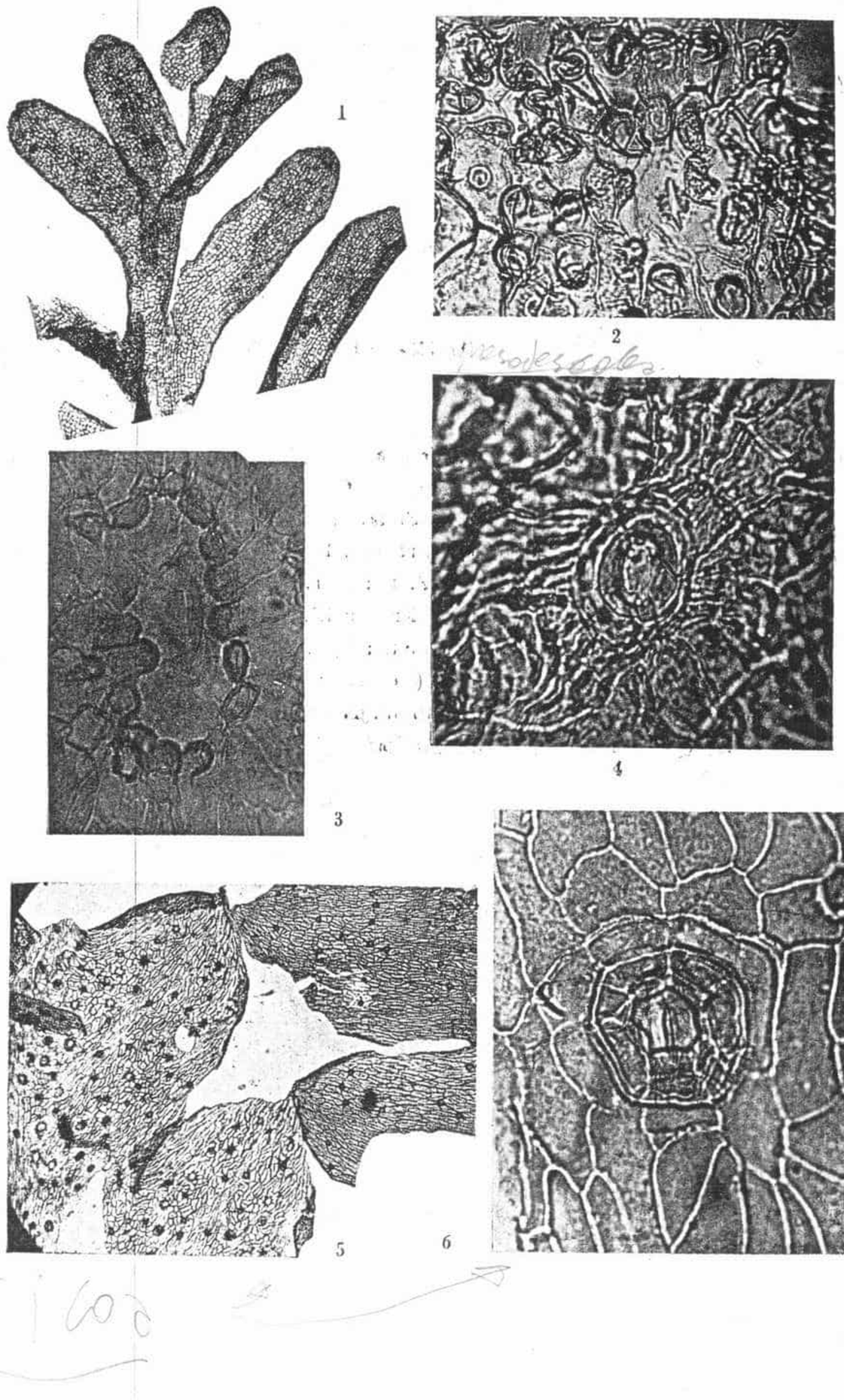


5

6

LAMINA XVI

1. *Ruffordia pilifera* Archang.
Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 20.
2. Idem, detalle de estoma y papilas; × 400.
3. *Ruffordia serra* Archang. Detalle de estoma.
Cretácico, Argentina; colección Lillo. × 350.
4. *Mesolepicoleia plicata* Archang. Detalle de estoma.
Cretácico, Argentina; colección Lillo. × 350.
5. *Ticoa hamata* Archang. Ambas cutículas.
Cretácico, Argentina; colección Lillo; ca. 30 aumentos.
6. *Ticoa hamata* Archang. Detalle de estoma.
Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 350.



1

2

3

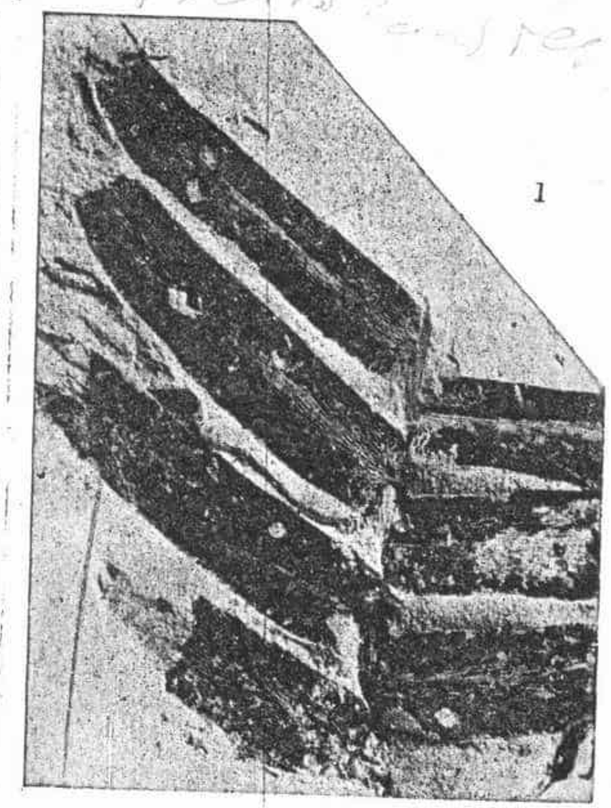
4

5

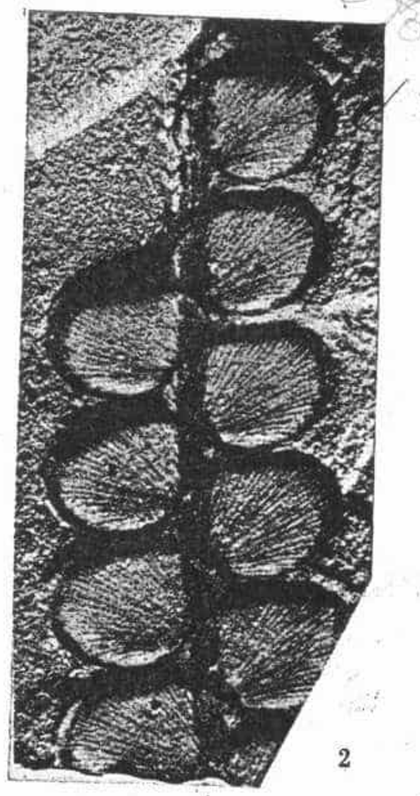
6

LÁMINA XVII

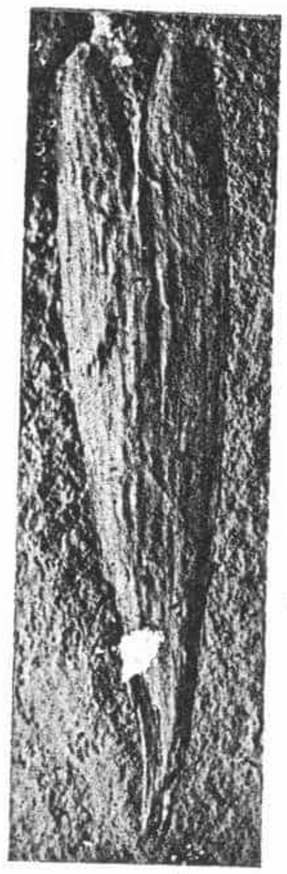
1. *Dictyozamites* sp.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 1.
2. *Otozamites simonatoi* Orlando. (De Orlando, 1946).
   Jurásico, Argentina; colección La Plata; × 1.
3. *Ginkgoidium bifidum* Frenguelli (De Frenguelli, 1946).
   Triásico, Argentina; colección La Plata; × 2.5.
4. Hojas de *Baiera rollerii* Frenguelli (De Frenguelli, 1946).
   Triásico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.



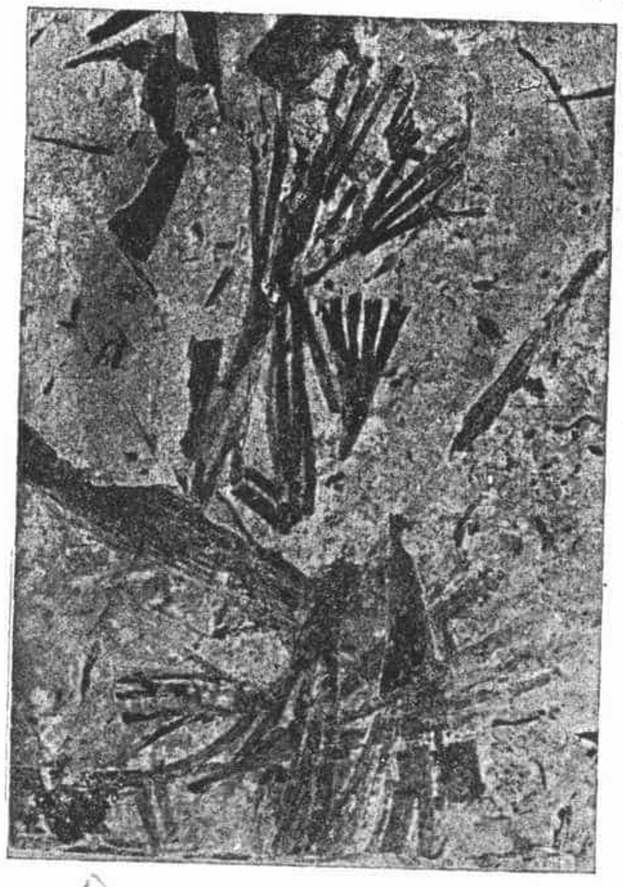
1



2



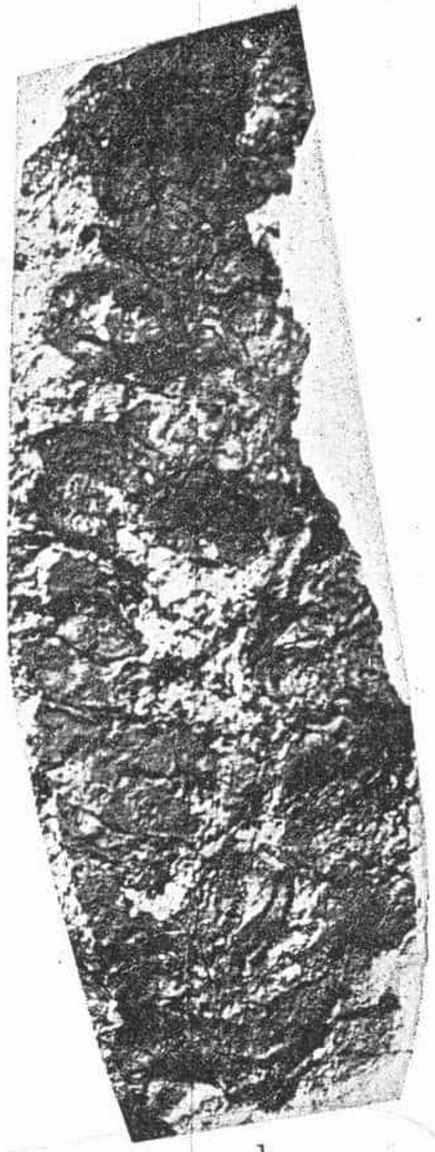
3



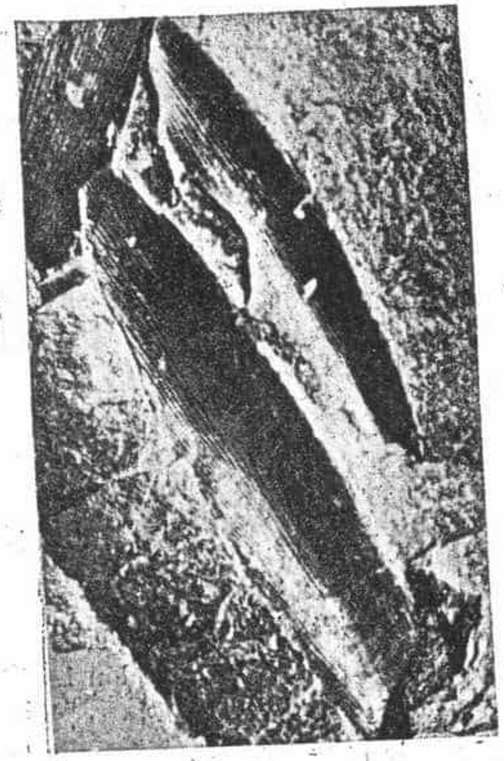
4

LAMINA XVIII

1. *Karkenia incurva* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata; × 4.5.
2. *Cordaites (Noeggerathiopsis) hislopi* (Bunbury).
   Pérmico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
3. *Ginkgoites tigrensis* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. Levemente ampliado.
4. *Saportaea dichotoma* (Frenguelli) Stipanicic et Bonetti. (De Stipanicic y Bonetti, 1965).
   Triásico, Argentina; colección Buenos Aires. Tamaño natural. (Fotografía, atención de Stipanicic y Bonetti). Buenos Aires.



1



2

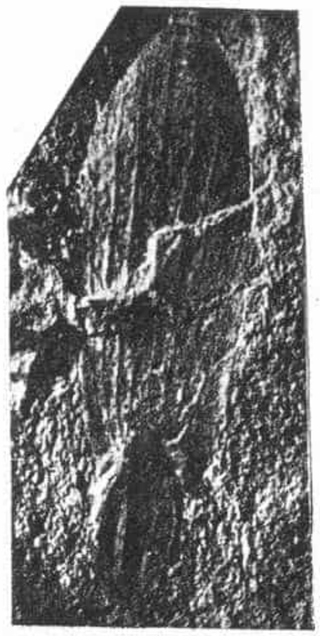
3

4

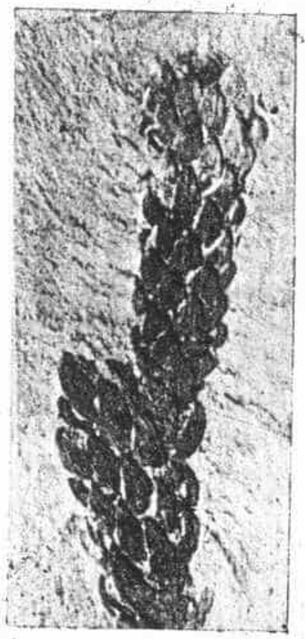
LAMINA XIX

1. *Paranocladus* sp.
   Pérmico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
2. *Cycadocarpidium andium* Frenguelli. (De Frenguelli, 1944).
   Triásico, Argentina; colección La Plata. ca × 3.
3. *Araucaria pichileufuensis* Berry.
   Terciario, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
4. Polen de *Apterocladus lanceolatus* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 700.
5. *Pararaucaria patagonica* Wieland.
   Jurásico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
6. *Apterocladus lanceolatus* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
7. *Podocarpus dubius* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.

1



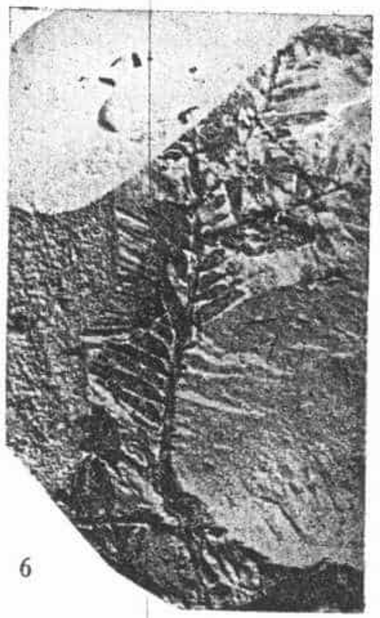
2



3

4

5

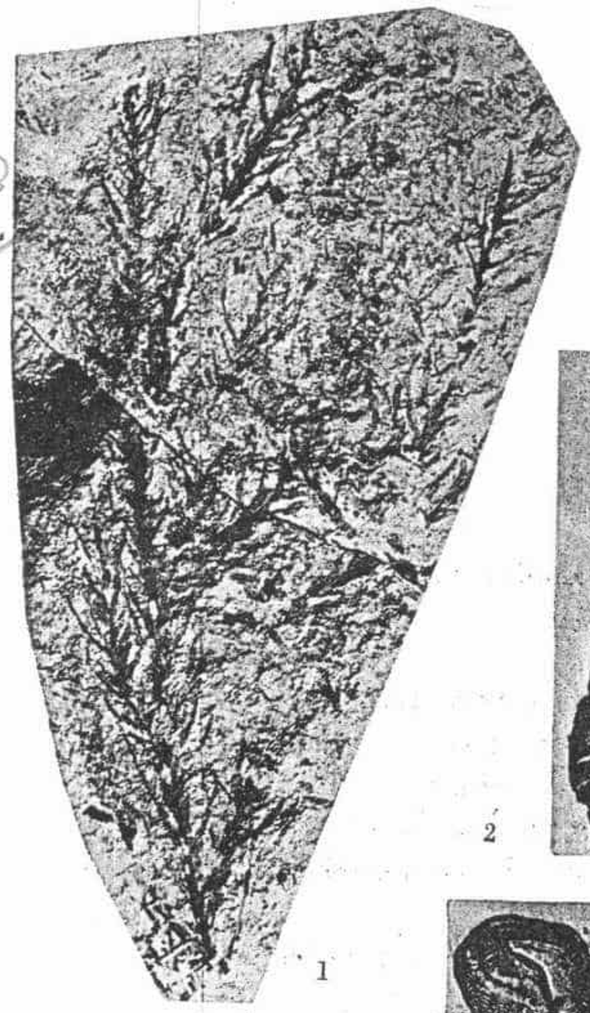


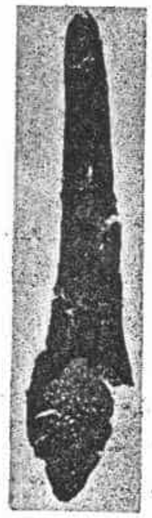
6

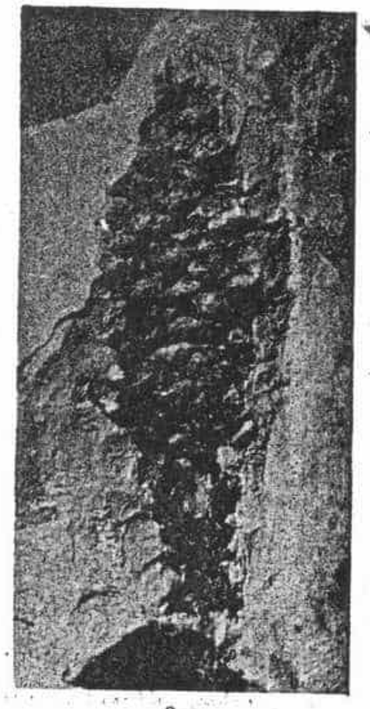
7

LAMINA XX

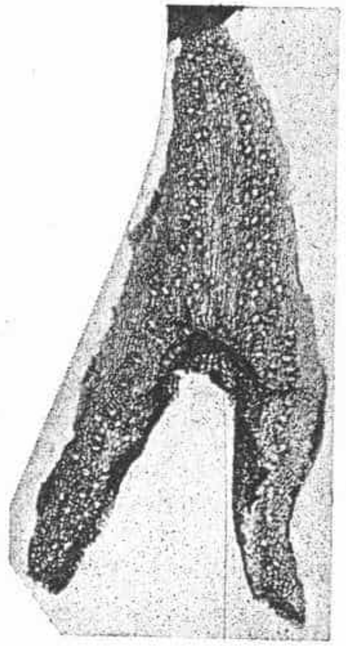
1. *Tomaxellia degiustoi* Archang.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. Tamaño natural.
2. Idem, detalle de una hoja completa × 6.
3. *Tomaxellia biforme* Archang. Cono femenino.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 1.5.
4. Idem; Cono femenino mostrando brácteas separadas de las escamas ovulíferas. Colección La Plata. × 3.
5. Idem. Cutícula, mostrando distribución de estomas en dos bandas.
   Colección La Plata. × 20.
6. 7. *Classopollis* sp. Grano de polen con endostrías y tetrada de polen, respectivamente.
8. *Tomaxellia degiustoi* Archang. Detalle de estoma.
   Colección Lillo. × 350.


1


2

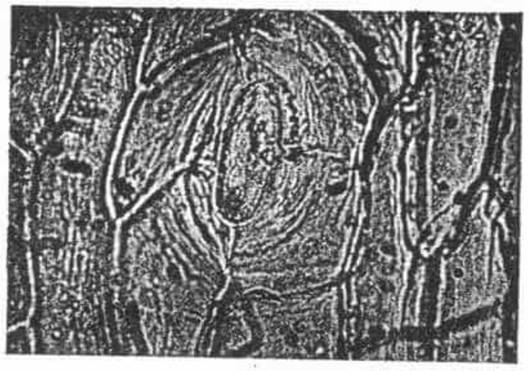

3

4


5

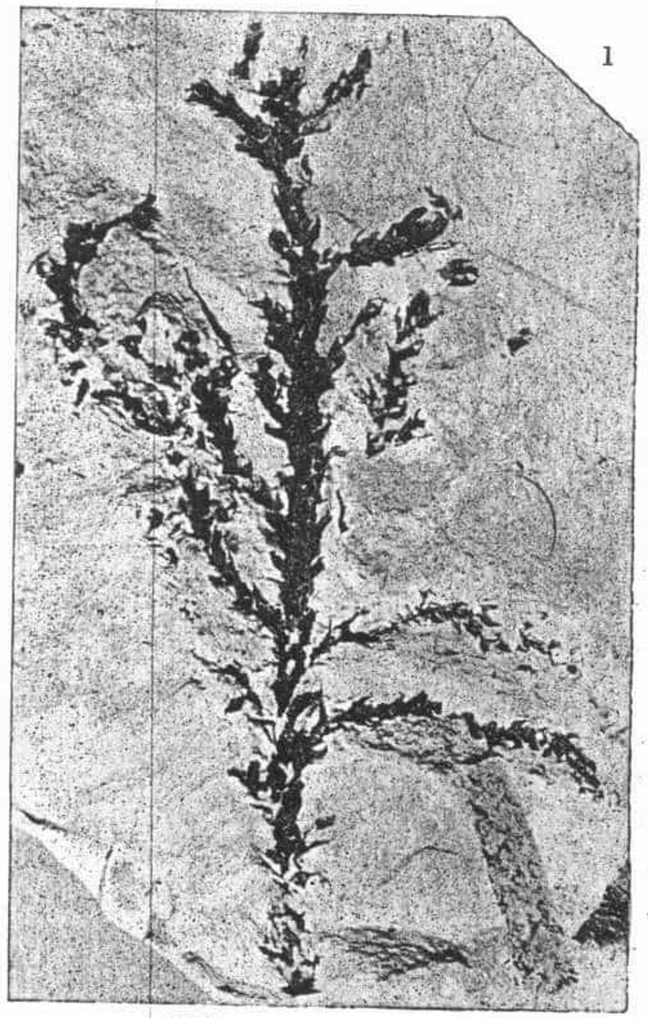
6

7

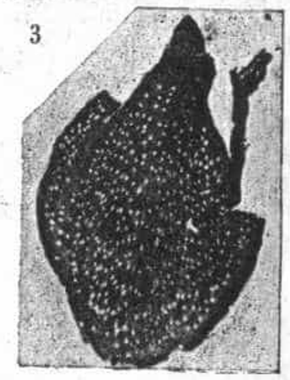

8

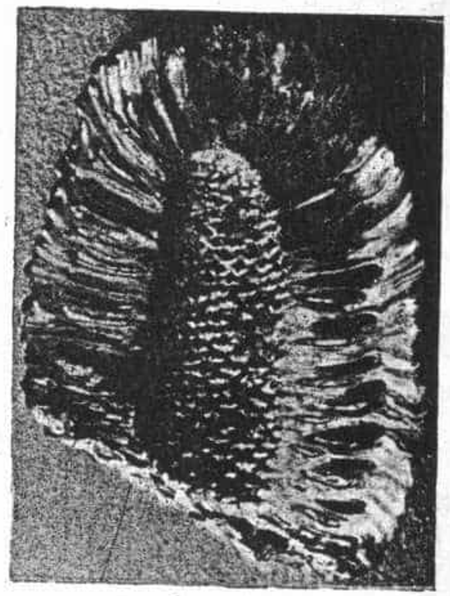
LAMINA XXI

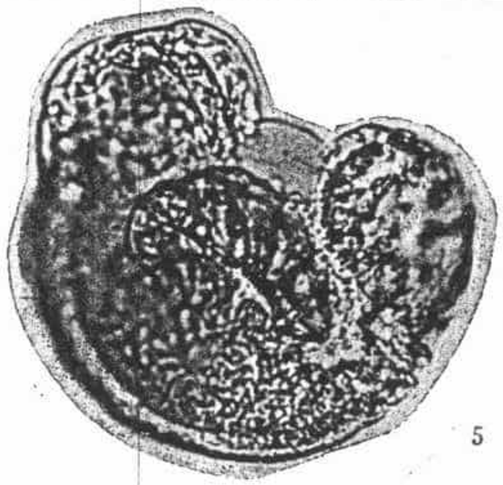
1. *Brachyphyllum baqueroense* Traverso.
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 2.
2. *Brachyphyllum mucronatum* Archang. Detalle de hoja.
   Cretácico, Argentina; colección Lillo. × 5.5.
3. *Brachyphyllum mirandai* Archang. Detalle de hoja.
   Cretácico, Argentina; colección Lillo. × 5.5.
4. *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Calder.
   Jurásico, Argentina; colección Lillo. Tamaño natural.
5. Polen de Podocarpácea (*Microcachrydites* sp.).
   Cretácico, Argentina; colección La Plata; ca. 900 aumentos.
6. Polen de Podocarpácea (*Alisporites grandis* (Cookson) Dettmann).
   Cretácico, Argentina; colección La Plata. × 300.

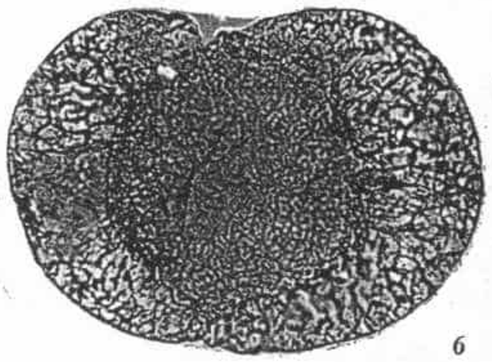

1

2


3


4


5


6

LAMINA XXII

1, 2. *Palmoxylon patagonicum* Romero.
Terciario Inferior, Argentina ; colección La Plata.
Corte longitudinal de base de tronco (× 2/3), y detalle de un haz fibrovascular (× 40).

3. *Chusquea oxyphylla* Frenguelli et Parodi. (De Frenguelli y Parodi, 1941).
Terciario, Argentina ; colección La Plata ; levemente reducido.

4. *Nothofagus lanceolata* Dusen. (De Frenguelli, 1941).
Terciario Inferior, Argentina ; colección La Plata. × 2/3.

5. *Rubus primaverae* Frenguelli. (De Frenguelli, 1941).
Terciario Inferior, Argentina ; colección La Plata ; × 2/3.

1

2

3

4

5

1991